



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

El fuego como restaurador de pastizales: efecto sobre la estructura de la vegetación y el uso de hábitat de la fauna del Parque Nacional El Palmar

Tesis presentada para optar por el título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Laura Mariel Calfayan

Directora de tesis: Isabel E. Gómez Villafañe
Consejero de estudios: Regino Cavia

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires, UBA-CONICET.

Buenos Aires, 2023

El fuego como restaurador de pastizales: efecto sobre la estructura de la vegetación y el uso de hábitat de la fauna del Parque Nacional El Palmar

Muchos ecosistemas necesitan de la ocurrencia de procesos naturales como los disturbios para mantener su integridad y salud ecológica. Las sabanas de *Butia yatay* y los pastizales del Parque Nacional El Palmar (PNEP) experimentaron un proceso de arbustificación o lignificación a partir de la supresión del fuego desde su creación, por lo que en 2013 se confeccionó un Plan Trienal de Quemados Prescritos (PTQP) con el fin de reintroducir este disturbio en el ecosistema. El objetivo de esta tesis fue evaluar el efecto del PTQP sobre la vegetación y la fauna del PNEP. Para ello se realizó un análisis de cambio de cobertura a partir de clasificaciones supervisadas de imágenes Landsat-8 OLI, antes y después de la aplicación del PTQP, y de cambios de la biomasa a través de series temporales de NDVI. A su vez, para evaluar el efecto del PTQP sobre el uso de hábitat de la fauna, se relevaron transectos de 400×6m en busca de signos en sitios quemados y no quemados. Las áreas quemadas presentaron pequeños cambios netos a favor de los pastizales o la deslignificación con respecto a la zona control y la vegetación recuperó su biomasa entre 2 a 3 meses luego de ser quemada. Dentro de las especies nativas, el ñandú usó mayormente pastizales con mayor frecuencia de quema y con menos de un año desde el último fuego. El carpincho usó mayormente pastizales cercanos a cuerpos de agua y su uso no se vio modificado por el fuego. La presencia de los zorros se asoció negativamente con la frecuencia de fuego, por lo que estas especies necesitarían mayor tiempo de recuperación post-fuego o la presencia de parches con estructura de vegetación más madura. En cuanto a la fauna exótica, tanto el ciervo axis como el jabalí, se asociaron negativamente a sitios con mayor proporción de pastizales dentro de su área de acción y a su vez, usaron mayormente los arbustales. En conclusión, si bien en el corto plazo la aplicación de un único evento de quema no fue suficiente para restaurar los pastizales del PNEP, mostró resultados alentadores en cuanto a la disminución de la invasibilidad de los mismos, con la consecuente mejora y ampliación del hábitat de especies de fauna nativa de pastizal.

Palabras clave: ecología, quema, disturbio, conservación, paisaje, manejo, teledetección.

Fire for grassland restoration: effect on the vegetation structure and habitat use of the fauna of El Palmar National Park

Many ecosystems require the occurrence of natural processes such as disturbances to maintain their integrity and ecological health. The savannas of *Butia yatay* and the grasslands of El Palmar National Park (EPNP) has undergone a process of shrub encroachment based on fire suppression since its creation, hence in 2013 a Triennial Prescribed Burning Plan (TPBP) was drawn up in order to reintroduce this disturbance in the ecosystem. The goal of this thesis was to evaluate the effect of the TPBP on the vegetation and fauna of the EPNP. For this purpose, an analysis of cover change was carried out based on supervised classifications of Landsat-8 OLI images, before and after the application of the TPBP, and biomass changes through NDVI time series. In turn, to evaluate the effect of the TPBP on the habitat use of wildlife, 400×6m transects were surveyed in search of signs in burned and unburned sites. The burned areas presented small net changes in favor of grasslands or delignification with respect to the control zone and the vegetation recovered its biomass between 2 to 3 months after being burned. Among the native species, the rhea mostly used grasslands with a higher frequency of burning and with less than a year since the last fire. The capybara mostly used grasslands close to water bodies and its use was not modified by fire. The presence of foxes was negatively associated with the frequency of fire, so these species would need a longer post-fire recovery time or the presence of patches with a more mature vegetation structure. Regarding exotic fauna, both the axis deer and the wild boar were negatively associated with sites with a greater proportion of grasslands within their range and, in turn, they mostly used bushes. In conclusion, although in the short term the application of a single burning event was not enough to restore the EPNP grasslands, they showed encouraging results in terms of reducing their invasiveness, with the consequent improvement and expansion of the habitat of native species of grassland wildlife.

Key words: ecology, burning, disturbance, conservation, landscape, management, remote sensing.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, por bancarme siempre desde que decidí emprender este largo viaje, por tenerme paciencia, ayudarme a preparar las cosas para cada muestreo, llevarme a la facultad los fines de semana y demases. Gracias infinitas!

A mi compa Ian, por ser esa compañía que me llena de paz y ese solcito calentito donde poder refugiarme cuando parecía que todo se me venía abajo.

A los guardaparques y brigadistas del Parque Nacional El Palmar, que siempre me recibieron con la mejor predisposición. Me acompañaron en mil recorridas, me compartieron todos sus saberes y experiencias, me regalaron hermosos momentos compartidos entre mate y torta frita.

A Isa, por darme la oportunidad de llevar adelante este proyecto y tenerme paciencia en este largo camino emprendido.

A Diego, por enseñarme sobre el procesamiento de imágenes satelitales y las lindas charlas compartidas también.

A mis compañerxs del Laboratorio de Ecología de Poblaciones, por las largas jornadas compartidas juntxs, almuerzos, muestreos, reuniones, congresos y más, que sin la compañía del hermoso grupo humano no hubiese sido tan lindo.

A mi comunidad, mi segunda familia, que me bancaron en los buenos y malos días.

A mis amigas, por estar siempre, por entender cuando no podía salir, por ayudarme y aconsejarme cuando estaba trabada.

A mis gatitas, por ser siempre ese soporte emocional y regalarme sus ronroneos y compañía en las largas noches de trabajo.

A mi sobrina Almendrita y mi sobrino Juancito
las luces de mis ojos

A mi amiga Daniela Montes de Oca
te nos fuiste muy pronto

ÍNDICE

Resumen	i
<i>Summary</i>	ii
Agradecimientos	iii
Dedicatoria	iv
Índice	v
Capítulo 1. Introducción y objetivo general. Área de estudio.....	1
1.1. Introducción general.....	1
1.2. Caso de estudio: Parque Nacional El Palmar.....	4
1.2.1. Antecedentes de investigación en el PNEP.....	6
1.3. Objetivo general.....	8
1.4. Descripción del área de estudio.....	8
1.4.1 Plan de Quemas Prescriptas.....	12
Capítulo 2. Respuesta de la vegetación al fuego.....	14
2.1. Glosario.....	14
2.2. Introducción.....	14
2.2.1. Objetivos específicos.....	19
2.2.2. Hipótesis y predicciones.....	19
2.3. Metodología.....	20
2.3.1. Cambios en la estructura del paisaje antes y después de las quemas.....	21
2.3.2. Cambios en la biomasa post-quema.....	24
2.3.3. Régimen de fuego histórico y su relación con la vegetación actual.....	25
2.4. Resultados.....	28
2.4.1. Cambios en la estructura del paisaje antes y después de las quemas.....	30
2.4.2. Cambios en la biomasa post-quema.....	35
2.4.3. Régimen de fuego histórico y su relación con la vegetación actual.....	39
2.5. Discusión.....	45
2.6. Consideraciones finales.....	50
Capítulo 3. Respuesta de la fauna al fuego.....	54
3.1. Introducción.....	54
3.1.1. Descripción de especies presentes en el PNEP.....	57
3.1.2. Objetivos específicos.....	61
3.1.3. Hipótesis y predicciones.....	62
3.2. Metodología.....	62

3.2.1. Relevamiento de datos a campo.....	62
3.2.2. Selección de variables ambientales.....	65
3.2.3. Análisis de datos.....	68
3.3. Resultados.....	69
3.3.1. Descripción de signos de fauna encontrados.....	69
3.3.2. Respuesta de la fauna nativa al fuego.....	74
3.3.3. Respuesta de la fauna exótica al fuego.....	79
3.4. Discusión.....	82
Capítulo 4. Conclusiones y recomendaciones de manejo.....	87
4.1. Discusión general.....	87
4.2. Propuesta de manejo del fuego para el Parque Nacional El Palmar.....	89
4.3. Consideraciones finales.....	90
Leyenda guaraní: El sapo y el primer fuego.....	93
Bibliografía.....	94
Anexo.....	110

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN Y OBJETIVO GENERAL

ÁREA DE ESTUDIO

1.1. Introducción general

La mayoría de los sistemas naturales han sido degradados en las últimas décadas, y su principal causa de degradación es el cambio de uso de la tierra (Cardinale et al., 2012; Dobson et al., 1997; Sala et al., 2000). La restauración de ecosistemas se ha convertido en un mecanismo cada vez más importante en la conservación del medio ambiente en todo el mundo (Dobson et al., 1997; Reid & Miller, 1989). La restauración ecológica es el proceso por el cual se intenta devolver a una comunidad biótica una integridad biológica lo más cercana posible a su estado original (McDonald et al., 2016). Se suele tomar como estado original aquel anterior a la revolución industrial, a partir del siglo XX, debido a que a partir de esa fecha se intensificó la extracción de materias primas y la contaminación industrial (Bowman et al., 2011; Briske, 2017; Dobson et al., 1997). Con la restauración se busca lograr recuperar la composición y funcionalidad de un ecosistema para que este se mantenga saludable en el tiempo (Callicott et al., 1999; Dobson et al., 1997). Los procesos naturales que restauran un ecosistema pueden tardar muchas décadas o siglos, por lo que una vez identificado el problema que degrada el ecosistema, puede ser revertido haciendo intervenciones que imitan procesos naturales (Dobson et al., 1997).

Muchos ecosistemas necesitan de la ocurrencia de procesos naturales como los disturbios para mantener su integridad y salud ecológica (Callicott et al., 1999). Un disturbio es cualquier evento discreto en el tiempo que irrumpe un sistema y cambia la disponibilidad de los recursos o el ambiente físico (White & Pickett, 1985). El disturbio está caracterizado por las dimensiones temporal y espacial del sistema bajo estudio (White & Pickett, 1985). La caracterización de estos eventos en cuanto a su variabilidad temporal y espacial determina el régimen de disturbios de una región (White & Pickett, 1985). Este régimen se caracteriza por la frecuencia (número promedio de eventos por período de tiempo), el tiempo de retorno (tiempo promedio entre eventos), el tamaño del área disturbada, la distribución espacial de los distintos eventos, la magnitud o intensidad (fuerza física del evento por área por tiempo; por ejemplo, calor liberado por área por período de tiempo para incendios o velocidad del viento para huracanes) y la severidad (impacto en el organismo, comunidad o ecosistema; por ejemplo, porcentaje de la canopia afectada por el fuego; White & Pickett, 1985).

Las perturbaciones naturales y antropogénicas, al mismo tiempo pueden mejorar y limitar la diversidad de especies a través de cambios en la heterogeneidad del hábitat, cambios en los equilibrios competitivos entre especies y la creación de hábitats, que de otro modo serían menos frecuentes

(Denslow, 1995). Los disturbios pueden promover el establecimiento de algunas especies e inhibir el de otras, modifican la heterogeneidad ambiental, la densidad de individuos, las interacciones intra e interespecíficas y reducen la dominancia de especies competitivamente superiores (Denslow, 1995; Huston, 1979; Walker & Peet, 1984). Los disturbios que aumentan la heterogeneidad ambiental favorecen el establecimiento, supervivencia y reproducción de especies con distintos requerimientos, promoviendo la diversidad a escala de comunidad (diversidad alfa) y paisaje (diversidad beta), generando parches de diferente edad post-disturbio y estadio sucesional (Bogucki et al., 1987; Connell, 1978; Hobbs & Huenneke, 1992). Por otro lado, los disturbios también pueden disminuir la diversidad cuando provocan condiciones ambientales nuevas en la historia del ecosistema afectado y la mayoría de las especies no están adaptadas a su ocurrencia (Connell, 1978; Denslow, 1980), pudiendo incluso incrementar la probabilidad de invasiones al dejar sitios vacantes en la comunidad (Johnstone, 1986).

El fuego, uno de los posibles disturbios naturales, es un gran modelador de ambientes que afecta procesos físicos y biológicos que impactan a la vegetación. Los procesos físicos se relacionan con el disturbio provocado por el fuego, mientras que como proceso biológico funciona como un herbívoro generalista (Bond & Keeley, 2005; Bond & Van Wilgen, 1996). El efecto del fuego sobre la vegetación es muy variable, dependiendo de la intensidad, estacionalidad, duración y ambiente donde se produzca (Núñez & Calvo, 2000; Platt et al., 1988; Rolhauser & Batista, 2014). Fuegos muy intensos en bosques, pueden destruir árboles centenarios e iniciar un proceso de recuperación que puede tardar décadas o siglos. En cambio, en comunidades de pastizal la recuperación es tan rápida que en unos pocos meses ya no se distinguiría en dónde hubo fuego (Bond & Van Wilgen, 1996). Por eso, al afectar diferencialmente la mortalidad y regeneración de las distintas especies vegetales, provoca cambios en la fisonomía, la composición florística y la diversidad de la vegetación según las características del ambiente disturbado (Bond & Van Wilgen, 1996; Denslow, 1980; Quintana-Ascencio & Menges, 2000; Walker & Noy-Meir, 1982).

El régimen del fuego está determinado por el tipo e intensidad del fuego, la frecuencia, la temporada de quema y el área afectada (Gill & Groves, 1981). Cambios en el régimen de fuego pueden provocar cambios en la composición y estructura de la vegetación (Chaneton et al., 2012; Folke et al., 2004). Algunos de los ambientes más afectados por el cambio en el régimen de fuego son los pastizales y las sabanas (Bond & Van Wilgen, 1996; Folke et al., 2004; Puttick et al., 2022), ya que en las últimas décadas, los cambios en los regímenes de disturbio tales como la supresión del fuego, la erradicación de herbívoros nativos, la introducción de árboles exóticos y/o del pastoreo por ganado han alterado la fisonomía de estos ecosistemas (Archer et al., 1995; Hobbs & Huenneke, 1992; Sankaran et al., 2005). Sin embargo, a pesar de estas amenazas que sufren los pastizales, dichos ambientes son los ecosistemas que poseen menor nivel de protección a escala global (Bilenca & Miñarro, 2004).

Las sabanas son comunidades mixtas de pastos y árboles que crecen en suelos bien drenados, con

densidades variables de cobertura arbórea y caracterizados por tener la mayoría de pastos con vía fotosintética C4 (Sage, 2004; Scholes & Archer, 1997; White et al., 2000). El patrón espacial y la abundancia relativa de pastos y plantas leñosas en las sabanas están dictados por interacciones complejas y dinámicas entre el clima, la topografía, los suelos, la geomorfología, la herbivoría y el fuego (Backéus, 1992; Lehmann et al., 2011; Scholes & Archer, 1997). La coexistencia de árboles y pastos es, en gran parte, el resultado de la interacción de una variedad de perturbaciones, que actúan de manera diferente sobre los árboles y pastos, de manera irregular en el tiempo y el espacio (Scholes & Archer, 1997). Esta coexistencia es permitida por la combinación de una separación de nicho de sus raíces, competencia por agua y nutrientes, y, lo más importante, frecuentes perturbaciones de nivelación, particularmente el fuego (Scholes & Archer, 1997). Las sabanas y los pastizales constituyen los ecosistemas más propensos a los incendios en la Tierra (White et al., 2000). Poseen una gran proporción de la biomasa subterránea y las especies están adaptadas al fuego, ya que estuvieron históricamente sometidas a fuegos naturales frecuentes (Bond & Van Wilgen, 1996). Una alta biomasa de pastos puede afectar a los árboles al promover los incendios (Kauffman et al., 1994), y al mismo tiempo, el pastoreo reduce la carga de combustible y, por lo tanto, afecta la frecuencia, intensidad o continuidad de la propagación del fuego (Baisan & Swetnam, 1990; Savage & Swetnam, 1990). Por otro lado, la herbivoría ayuda a mantener las plantas leñosas dentro de la zona de la llama mientras que los incendios mantienen palatables a las plantas leñosas. Por lo tanto, una fuerte interacción herbivoría-fuego influye en las mixturas de árboles y pastos. Además, parte de la vegetación de la sabana ha sido indudablemente derivada y mantenida por actividades humanas prehistóricas, históricas o recientes (Scholes & Archer, 1997).

Esta mixtura de árboles y pastos es inestable y en ausencia de perturbaciones como incendios repetidos, desmonte o herbivoría, la cubierta arbórea aumenta a expensas de la de pastos (Scholes & Archer, 1997). En los últimos años, se produjeron cambios en el régimen de disturbios, dado que en diversas áreas el fuego fue controlado o suprimido, observándose un aumento significativo en la abundancia y distribución de arbustos (Altesor et al., 2006; Cabral et al., 2003; Moreira, 2000). Como resultado, áreas que alguna vez fueron pastizales o sabanas se encuentran hoy convertidas en matorrales o bosques viéndose favorecido en ellas el establecimiento de plantas leñosas (Bond, 2008; Scholes & Archer, 1997).

En la década de 1980, el reconocimiento de los disturbios como eventos críticos para la conservación de los sistemas ecológicos (Glenn-Lewin et al., 1992; Pickett et al., 1987, 1992; White, 1979) implicó un cambio de paradigma en cuanto a la conservación de áreas protegidas (Goveto, 2005; Marconi & Kravetz, 1986). Producto de la intensificación del uso de la tierra han cambiado las condiciones físicas y bióticas del medio y gran parte de las áreas destinadas a conservación han quedado fragmentadas y aisladas. Por lo que se planteó que se deben tomar decisiones de manejo activo sobre el régimen de perturbación que se requiere, y esto implica tomar decisiones sobre qué

especies deben alentarse o desalentarse (Hobbs & Huenneke, 1992).

Históricamente hubo una antipatía al fuego y se lo percibía como un disturbio anti-natural (Bond & Van Wilgen, 1996; Pausas & Keeley, 2019), pero en las últimas décadas se lo empezó a considerar como un factor importante que afecta el ecosistema y como herramienta para reducir la acumulación de material combustible y controlar algunas especies invasoras (Menvielle, 2003; Pausas & Keeley, 2019). Actualmente, el fuego es utilizado en varias partes del mundo para manejar distintos tipos de ambientes. En Estados Unidos se utiliza para combatir la arbustificación de sabanas, en conjunto con otras medidas de manejo como la herbivoría (Ansley et al., 2010; Brockway et al., 2002) o para manejar bosques de coníferas y evitar acumulación de combustible e incendios accidentales (North et al., 2007; Rideout et al., 2003). Similarmente, en Australia se utiliza el fuego para el manejo de pastizales (Allan et al., 2003) y bosques de eucaliptus (Bradstock & Kenny, 2003). En Europa se utiliza para bajar las cargas de combustible en los ambientes mediterráneos (Alcasena et al., 2018). También se emplea para manejar sabanas en el Parque Nacional Kruger en Sudáfrica (Van Wilgen et al., 2004) y en el este de África (Sawadogo et al., 2005). En Argentina, se realizan quemas prescritas en el Parque Nacional Mburucuyá en Corrientes (APN, 2019; Cano & Leynaud, 2010; Ordano et al., 2008), en el Parque Nacional Quebrada del Condorito (APN, 2004), en el Parque Nacional El Palmar (APN, 2015) y en otras zonas de espinal pertenecientes a Mendoza (Guevara et al., 1999). Sin embargo, el uso del fuego no deja de ser controversial. Hay varios estudios que hablan de problemas respiratorios generados por el humo de quemas prescritas (Bowman & Johnston, 2005; Kochi et al., 2010), emanaciones de CO₂ (Bradstock et al., 2012; Meyer et al., 2012; Russell-Smith et al., 2013) o casos en donde ya han probado el uso del fuego y no resulta tan eficiente como el natural (Van Wilgen et al., 2004).

La mayoría de los estudios sobre el efecto del fuego son sobre la vegetación, siendo mucho más escasos los trabajos sobre los efectos sobre la fauna (Driscoll et al., 2010). El fuego afecta a la fauna principalmente a través de efectos en su hábitat, alterando la estructura del ambiente, en un principio simplificándola, y después de un tiempo estimula el rebrote de la vegetación, aumentando la disponibilidad de alimento para los herbívoros (Lyon et al., 2000). El alcance de los efectos del fuego en las comunidades animales generalmente depende del alcance del cambio en la estructura del hábitat y en la composición de las especies causado por el fuego. Muchas especies están adaptadas para sobrevivir a un régimen de fuego que caracterizó su hábitat en tiempos previos al asentamiento humano (Hutto et al., 2008). Entonces, cuando la frecuencia de los incendios aumenta o disminuye sustancialmente o la gravedad de los incendios cambia con respecto a los patrones previos, el hábitat disponible para muchas especies animales disminuye (Lyon et al., 2000). Por otro lado, se ha observado que mantener un mosaico de ambientes con distinta historia de fuego es útil para conservar la biodiversidad de animales de un lugar (Bradstock et al., 2005; Briani et al., 2004; Hutto et al., 2008).

1.2. Caso de estudio: Parque Nacional El Palmar

La ocupación humana inicial de la región del noreste argentino se remonta por lo menos a 10.000 años a.C., donde distintas sociedades se fueron sucediendo a lo largo del tiempo, por lo que hubo cambios paulatinos continuos (Rodríguez & Cerutti, 1999). Las entidades culturales que habitaron esta región fueron Uruguay, Ivaí, Goya-Malabrigo y Guaraní (Rodríguez & Cerutti, 1999). Se establecieron a lo largo de las márgenes de los ríos y vivían de la caza, pesca y recolección de frutos y raíces. En la etapa más tardía, a partir del 800 d.c., con la llegada de los guaraníes se extendió la agricultura. Ellos talaban y quemaban la selva y el barbecho después de una o dos cosechas, abandonando esos sitios luego (Rodríguez & Cerutti, 1999). Durante el siglo XVI los españoles colonizaron la región pampeana, forzando a los chanaes y charrúas a migrar al noreste, por lo que en la región se generó un mosaico compuesto por distintas agrupaciones étnicas: chanaes, charrúas y guaraníes (APN, 2015; Rodríguez & Cerutti, 1999).

Ya hacia fines del siglo XVIII el ganado cimarrón era abundante en la región y objeto de disputa (APN, 1994; Fernández, 1980). En aquellos años, el área del actual parque nacional perteneció a un único propietario efectivo, Don Manuel Antonio Barquín, dedicado a la explotación de conchilla fósil (Fernández, 1980). La agricultura y ganadería eran practicadas en menor escala para consumo del pequeño núcleo poblado que conformaba la estancia (APN, 1994). En el año 1860, los campos del actual parque nacional fueron adquiridos por Justo José de Urquiza y desde entonces y hasta 1954, la actividad ganadera intensiva constituyó el principal recurso explotado (Fernández, 1980). Además, entre 1954 y 1970 la Empresa Salvia S.A. se dedicó a la explotación de canto rodado (APN, 1994). Durante este período, se produjeron numerosas extinciones y reducciones de las poblaciones de herbívoros nativos, como el ciervo de las pampas, los que fueron sustituidos por el ganado doméstico. Para la época ya estaban presentes en el lugar la vegetación y fauna exótica que son causa de gran parte de las principales problemáticas de conservación de la biodiversidad en la actualidad (paraíso, crataegus, ligustro, ligustrina, jabalí, ciervo axis, etc.; APN, 2015).

En 1965 se creó el Parque Nacional El Palmar (PNEP) con el fin de proteger un sector de sabana templada sudamericana dominada por la palmera *Butia yatay* (Arecaceae). Con la creación del Parque Nacional, se excluyó el ganado, logrando el retiro total recién en 1971 y se suprimieron todos los fuegos posibles (APN, 2015). Si bien el fuego ha constituido un componente del régimen histórico natural de disturbios de esta sabana (Goveto, 2005), en ese momento las estrategias de manejo de áreas protegidas en la Argentina incluían la conservación sin intervención del ser humano salvo para evitar su destrucción, y al fuego se lo consideraba perjudicial para el ecosistema (APN, 2015). Estas estrategias de manejo desencadenaron un importante proceso de invasión de especies arbustivas y arbóreas (APN, 2015; Goveto, 2005; Ruiz Selmo et al., 2007), por lo que se incrementó la acumulación de biomasa y apareció un estrato arbustivo conspicuo en algunos de los ambientes del parque (Figura

1.1; APN, 2015). Dentro de las especies nativas, las que han tenido mayor proliferación dentro de las sabanas y pastizales originales son las chilcas (principalmente las especies *Austroeupatorium buniifolium*, *Baccharis dracunculifolia* y *B. punctulata*; APN, 2015). Asimismo, árboles nativos asociados a la selva en galería se expandieron a las sabanas de *Butia yatay* (Morandeira, 2009; Rolhauser, 2007; Rolhauser et al., 2007). Como consecuencia, la matriz original de palmar-pastizal fue perdiendo sus capacidades pirogénicas con el transcurso de los años y las condiciones de hábitat para especies de fauna y flora típica de estos ambientes. De esta manera se produjo un impacto negativo sobre algunas especies animales habitantes del pastizal como por ejemplo el ñandú *Rhea americana* (García Erize, 2013), la vizcacha *Lagostomus maximus* y la corzuela parda *Mazama guazoubira*, ya que reduce el área que ellos utilizan para alimentarse y construir sus refugios. A su vez, la arbustificación se podría asociar con la invasión por parte del jabalí *Sus scrofa* y el ciervo axis *Axis axis*, los cuales usan estos hábitats cerrados para refugiarse durante el día (Ballari, 2014; Duckworth et al., 2015).

A partir del año 2010, la Administración de Parque Nacionales cambió su paradigma de conservación de “no tocar” a “conservar interviniendo” (APN, 2015). Esto permitió que en 2013 se elabore una propuesta de plan de manejo que incluyó al fuego como disturbio natural a reintroducir para poder conservar las sabanas del PNEP.



Figura 1.1. Cambios en la fisonomía de la vegetación en el Parque Nacional El Palmar. (A) Estancia ganadera en el Palmar Grande de Colón en 1949 (Martínez-Crovetto & Piccinini, 1950). (B) Parque Nacional El Palmar en 2018.

1.2.1. Antecedentes de investigación en el PNEP

El Parque Nacional El Palmar cuenta con numerosos estudios. El primer mapa de las unidades fisonómico-florísticas fue elaborado sobre la base de fotografías aéreas de 1965 y 1988 para la redacción del Plan de Manejo (APN, 1994). En esta clasificación los pastizales fueron el tipo fisonómico dominante, tanto puros como acompañando los palmares. Posteriormente se han realizado nuevas clasificaciones de las principales comunidades vegetales (Batista et al., 2014; Ruiz Selmo et al., 2007), pero en todas las clasificaciones hechas hasta el momento, no se diferenciaron las áreas invadidas con chilcas, ya que fueron elaboradas con otros fines. En cuanto a la expansión de especies arbóreas, se vio que avanza desde los bosques riparios hacia las partes altas del paisaje (Morandeira, 2009; Rolhauser, 2007; Rolhauser et al., 2007). Se observó que la expansión de los árboles es facilitada por las palmeras

adultas, que actúan como perchas para las aves que dispersan sus semillas (Rolhauser et al., 2007) y, al mismo tiempo, es demorada por los incendios de vegetación, que tienen un efecto negativo sobre la supervivencia de los retoños (Chaneton et al., 2012; Morandeira, 2009; Rolhauser et al., 2007, 2011; Rolhauser & Batista, 2014). Entonces, los sitios más sensibles a la invasión de leñosas serían los palmares densos que no sufrieron incendios (Rolhauser et al., 2007).

Goveto (2005) estudió que en el PNEP existen las condiciones meteorológicas que permiten la ocurrencia de fuegos naturales durante los meses de verano y que una proporción importante de las especies de la flora nativa está aparentemente adaptada a los incendios. Además, observó que en sitios donde no hubo fuego desde la creación del PNEP, la riqueza de especies no cambia pero sí la dominancia de unas pocas especies de chilcas aumenta, disminuyendo entonces la diversidad de las comunidades vegetales del PNEP (Goveto, 2005). Según Biganzoli et al. (2009), que estudiaron la dinámica de las especies de chilcas luego de un incendio natural ocurrido en el año 2000, la mayoría de los individuos de la especie *Acanthostyles buniifolius* (= *Eupatorium buniifolium*) murieron y el reclutamiento de *Baccharis dracunculifolia* aumentó luego del fuego. En respuesta a este mismo incendio natural, Galindez et al. (2009, 2013) observaron que tres especies de chilcas (*Acanthostyles buniifolius*, *Baccharis pingraea*, *Baccharis dracunculifolia*) germinaron en mayor proporción en condiciones de mucha luz, como sucede luego de un fuego, mientras que la mayoría de las semillas del banco de semillas del suelo murieron después del incendio. Por eso, la regeneración de las poblaciones dependió de la lluvia de semillas que se produjo el año posterior desde sitios no quemados, aunque las especies cuenten con distintas estrategias de regeneración. Las especies de chilcas rebrotantes, como *B. dracunculifolia*, mostraron tener una mayor tasa de crecimiento en sitios recientemente quemados, con retrasos en el período de floración (Galindez et al., 2009). Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Goveto (2005), donde las especies *Baccharis dracunculifolia* y *B. spicata* se asociaron a sitios quemados reciente y frecuentemente, mientras que la especie *Austroeupatorium* (= *Eupatorium*) *inulifolium* se asoció a sitios con mayor edad posfuego y menor frecuencia de fuegos. Si bien Goveto (2005) ha analizado asociación entre la vegetación del PNEP y la historia de incendios en diferentes sitios, sólo seleccionó sitios con sabanas de arbustos y palmeras, por lo que se desconoce la relación de otros tipos de vegetación con la historia de fuego. Por el contrario, Batista et al. (2014) no encontraron evidencia de asociación entre las comunidades vegetales y la historia del fuego, y sugirieron que las principales diferencias de las comunidades se deben a factores abióticos edáficos y geomorfológicos.

Policelli (2014) hizo la primera evaluación del efecto de una quema prescrita sobre la vegetación de manera experimental en parcelas de 50 hectáreas. Realizó un análisis del cambio en la composición de la vegetación en las parcelas quemadas y de control durante un año. Concluyó que el fuego prescrito de baja intensidad aumentó la cobertura de vegetación herbácea con el tiempo y disminuyó la altura y la cobertura de la mayoría de las especies de arbustos, además de que estos tuvieron mayor mortalidad en el invierno siguiente a las quemas (Policelli et al., 2019).

Es importante remarcar que en ninguno de estos trabajos el fuego se presentó como un factor destructor. Los estudios sobre la incidencia de la intensidad del fuego sobre el suelo tampoco hallaron modificaciones sustanciales, con relevamientos nueve meses después del evento (APN, 2015).

En el PNEP se han realizado varios estudios de distintos grupos faunísticos, pero principalmente sobre aves y mamíferos. En cuanto a la avifauna, las zonas boscosas tienen la mayor diversidad de aves, las sabanas cuentan con una riqueza intermedia, mientras que los arbustales son los hábitats menos diversos en el PNEP (Marateo et al., 2009). En particular, se han hecho estudios de selección de hábitat por parte del ñandú *Rhea americana*, donde se observó un mayor uso de áreas abiertas, como los pastizales y una tendencia a evitar ambientes cerrados, como los palmares con chilcales y árboles (García Erize & Gómez Villafañe, 2016; Thornton, 2020). En cuanto a los mamíferos, Ballari (2014, 2015) estudió el uso de hábitat, dieta y daños causados por el jabalí *Sus scrofa*. Esta especie se encontró asociada a los bosques con invasión de leñosas invasoras y se han encontrado indicios de predación sobre las plántulas de la palmera yatay (Ballari, 2014). También se han hecho estudios sobre el impacto del plan de caza sobre las poblaciones de especies exóticas invasoras (ver Capítulo 3), el ciervo axis *Axis axis* y el jabalí, encontrándose que la población de jabalíes ha disminuido notablemente con la aplicación del plan de caza pero la población del ciervo axis ha aumentado en los últimos años (Gürtler et al., 2018; Sobral Zotta, 2016). Maconi y Kravetz (1986), han estudiado las comunidades de micromamíferos relacionados con distintas historias de fuego y postularon que la exclusión del fuego empobrece la diversidad de hábitats y las comunidades de roedores asociadas. El resto de las especies nativas de mamíferos, como los carpinchos *Hydrochoerus hydrochaeris*, la corzuela parda *Mazama gouazoubira* y los grupos de zorros, felinos, mulitas y peludos no cuentan con estudios en el PNEP.

La mayoría de los estudios que ya se han realizado en el PNEP se basan en efectos de fuegos a corto plazo sobre la vegetación y a nivel especie-específico. Con la aplicación del plan de quemas en superficies grandes (600 ha en promedio) la escala de análisis tiene que ser más gruesa y se necesitan estudios a nivel de paisaje. Además, hasta la actualidad los estudios de uso de hábitat de la fauna del PNEP no han tenido en cuenta al fuego como una variable que modifica su ambiente. Por otro lado, los estudios sobre flora y fauna han sido analizados siempre por separado, y sería interesante poder estudiar la interacción de la respuesta al fuego de la vegetación y la fauna al mismo tiempo.

1.3. Objetivo general

Evaluar el efecto del fuego prescripto sobre la estructura de la vegetación y el uso que realiza la fauna de las áreas quemadas en comparación a áreas no quemadas en el Parque Nacional El Palmar (PNEP).

1.4. Descripción del área de estudio

El PNEP fue creado en el año 1965 mediante la Ley N° 16.802 con el objetivo de conservar un sector representativo de palmares de *Butia yatay*. Comprende una superficie de 8.210 ha y se ubica sobre la costa del río Uruguay en el centro-este de la provincia de Entre Ríos, Argentina (Figura 1.2; 31°53' S, 58°16' O; APN, 2015). Se encuentra en una zona dedicada mayoritariamente a la forestación con pinos y eucaliptos y a la explotación agrícola-ganadera. El clima de la región es templado-cálido, lluvioso, con temperatura media anual de 19°C y precipitación media anual de 1346 mm. La temperatura media del mes más cálido es de 26° C y la del mes más frío de 12° C. La humedad relativa media es del 72%, siendo del 62% en el mes más seco (enero) y de 80% en el mes más húmedo (junio). La precipitación es máxima en verano pero la elevada temperatura determina que en esta estación el déficit hídrico sea frecuente y aumente la probabilidad de incendios naturales debido a que este déficit hídrico coincide con el período de mayor ocurrencia de tormentas eléctricas (Goveto, 2005). Este Parque Nacional se encuentra atravesado por una serie de cuencas hidrográficas: los arroyos Ubajay, Los Loros, El Palmar y Espino-Sumaca, los cuales tienen su desembocadura en el río Uruguay (Figura 1.2).

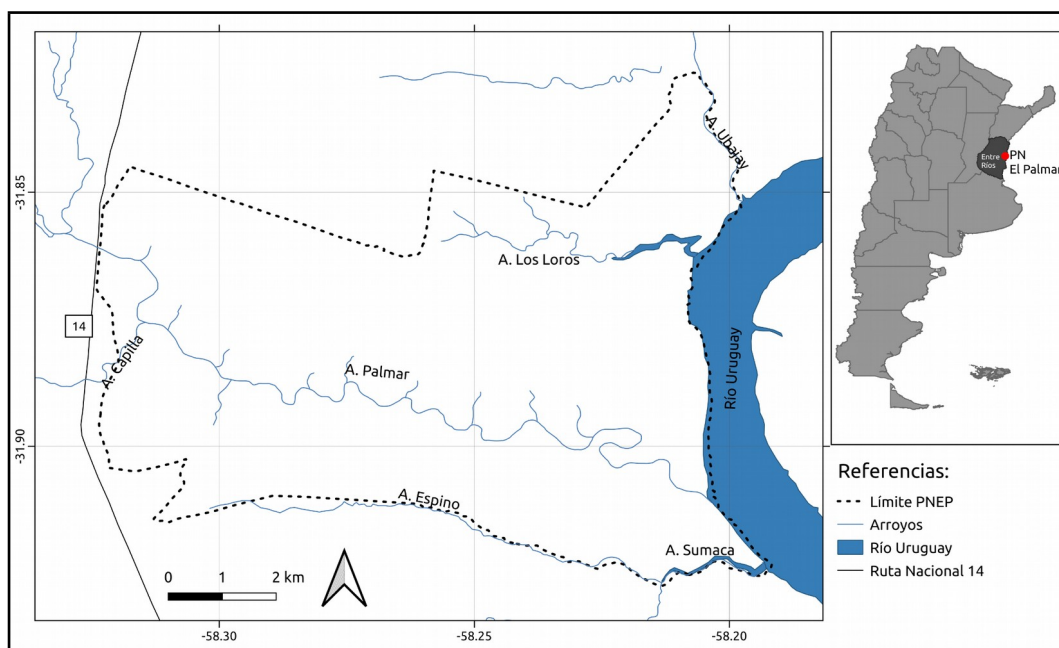


Figura 1.2. Ubicación del Parque Nacional El Palmar, provincia de Entre Ríos, Argentina.

Fitogeográficamente, en el PNEP se encuentran representadas dos eco-regiones: el Espinal (Cabrera, 1953) y la Pampa mesopotámica (Soriano, 1991), con un paisaje mixto de sabana arbolada con palmeras yatay y selvas marginales acompañando los arroyos y el río Uruguay, que son extensiones de la provincia Paranaense (Kandus et. al., 2011). Las principales fisonomías encontradas en este Parque Nacional son los pastizales, los palmares-pastizales (sabanas con palmeras), los

chilcales, los palmares-chilcales, los palmares acompañados por un estrato arbustivo y arbóreo, la selva en galería, los pajonales y las canteras de canto rodado con escasa vegetación (Figura 1.3). Los pastizales tienen una dominancia de los géneros *Axonopus*, *Paspalum*, *Digitaria*, *Schizachyrium* y *Bothriochloa* (Batista et al., 2014). El estrato arbustivo está dominado por especies de *Baccharis* y *Austroeupatorium* (= *Eupatorium*; Batista et al., 2014; Biganzoli, 2011). El componente arbóreo de la sabana es mayoritariamente la palmera *Butia yatay* pero se pueden encontrar ejemplares aislados de *Neltuma affinis* (= *Prosopis affinis*) y *Vachellia caven* (= *Acacia caven*). En la selva ribereña se registran numerosas especies arbóreas y entre las más frecuentes se hallan Myrtáceas (*Myrcia*, *Blepharocalyx*, *Myrceugenia*, *Eugenia*, etc.), y otras como *Guettarda uruguensis*, *Pouteria salicifolia*, *Alophyllus edulis*, *Luehea divaricata* (Di Pasquo et al., 2016).

En el PNEP, se encuentran especies leñosas exóticas invasoras, en particular el paraíso *Melia azedarach*, el crataegus *Pyracantha atalantoides*, el ligustro *Ligustrum lucidum* y la ligustrina *L. sinense*. Estas especies se encuentran mayoritariamente al este del PNEP, ya que fueron plantadas en los jardines y parquizados de la antigua estancia, desde donde se expandieron al resto del área protegida, aunque afectan principalmente las selvas ribereñas y desde allí se expandieron.

Zoogeográficamente, el PNEP se encuentra dentro del Dominio Subtropical (subregión Guyano-Brasileña) y corresponde al distrito Mesopotámico (Ringuelet, 1961). En esta área protegida se han registrado 42 especies de mamíferos, tanto nativas como exóticas, incluidas en 7 órdenes y 19 familias (SIB, 2016). Se destacan entre las especies nativas el carpincho *Hydrochaerus hydrochaeris*, la corzuela parda *Mazama gouazoubira*, el zorro de monte *Cerdocyon thous*, el zorro gris *Lycalopex gymnocercus*, la vizcacha *Lagostomus maximus*, la mulita *Dasypus hybridus*, el gualacate o tatú peludo *Euphractus sexcinctus* y el tuco tuco *Ctenomys rionegrenses*. También se encuentran especies menos frecuentes como el zorrino común *Conepatus chinga*, el hurón menor *Galictis cuja* y el lobito de río *Lontra longicaudis* y la presencia del peludo *Chaetophractus villosus* merece confirmación (APN, 2015). Entre las especies exóticas, las más abundantes son el ciervo axis *Axis axis* y el jabalí *Sus scrofa*.

El PNEP cuenta con 260 especies de aves y está declarado Área de Importancia para la Conservación de las Aves (Di Giacomo, 2005; Marateo et al., 2009), por lo que es importante monitorear los efectos de perturbaciones (ej: fuego, invasión de especies exóticas, caza, turismo masivo) en los ambientes y sus poblaciones asociadas (Marateo et al., 2009). Una de las especies típicas de pastizal que habita este parque es el ñandú *Rhea americana*, que actualmente está en situación vulnerable de conservación (BirdLife International, 2022).

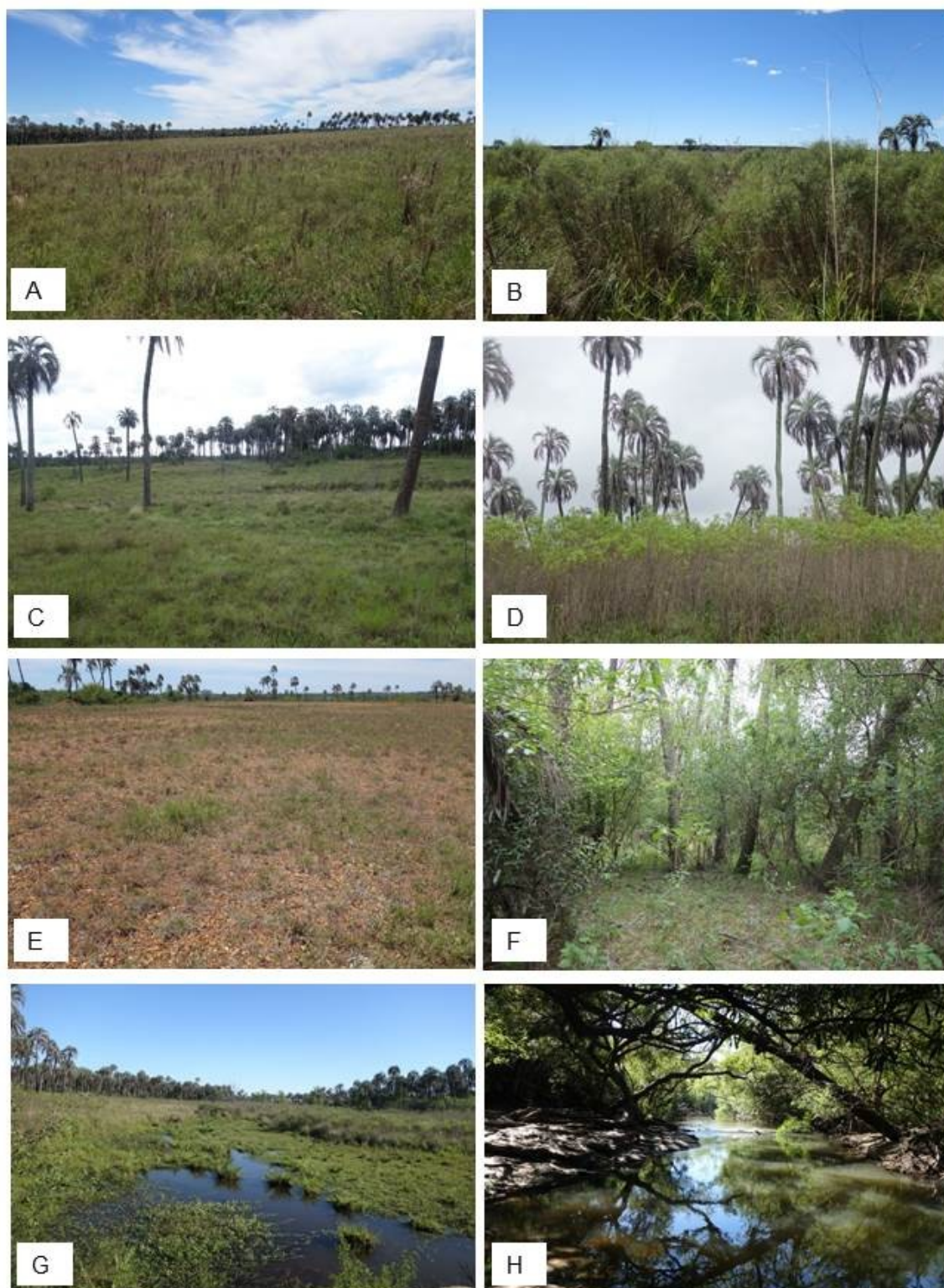


Figura 1.3. Principales fisonomías de vegetación definidas como A) Pastizal, B) Chilcal, C) Palmar-Pastizal, D) Palmar-Chilcal, E) Canto-Rodado, F) Palmar con árboles, G) Pajonales, H) Selva ribereña presentes en el Parque Nacional El Palmar.

1.4.1 Plan de Quemas Prescriptas

Este estudio se enmarca dentro del Plan Trienal de Quemas Prescriptas (PTQP) del Parque Nacional El Palmar, realizado entre el 2013-2015. En el año 2013 se confeccionó una propuesta de manejo con el objeto de acordar un procedimiento que le permita al PNEP manejar la sabana. Este plan ha tenido como objetivo general reintroducir el fuego como elemento de disturbio en los ecosistemas de sabana y pastizal del PNEP, a fin de controlar el avance de la arbustificación por especies exóticas y nativas invasoras. Los sitios a intervenir con quemas prescritas correspondieron a ambientes de palmares y pastizales con un marcado avance de arbustivas nativas (*Baccharis punctulata*, *B. dracunculifolia* y *Austroeupatorium inulifolium*) y en menor grado con invasión de especies leñosas exóticas, principalmente crataegus *Pyracantha angustifolia* y paraíso *Melia azedarach*, ligustro *Ligustrum lucidum*, ligustrina *Ligustrum sinense* y acacia negra *Gleditsia triacanthos* (APN, 2013, 2015). Unas 7000 ha de su superficie actual están invadidas en distinto grado por leñosas, ya sea por arbustos nativos o árboles exóticos (APN, 2015).

Los resultados que se esperaban para este plan de quemas prescritas fueron los siguientes:

- Al menos el 40% de la superficie cubierta por palmar-pastizal fuera intervenida con quemas prescritas de variada intensidad.
- El avance de la invasión de exóticas en el sector norte del PNEP (invasión grave y severa) fuera controlado.
- Las especies leñosas colonizadoras en los pastizales y en las sabanas de yatay fueran afectadas en un 75%.
- La invasibilidad de los pastizales fuera disminuido en un 50% a través de un aumento de la cobertura y vigor de las gramíneas C4.
- Un 30% del hábitat de especies como ñandú, vizcacha y aves típicas de pastizal fuera restaurado.

Durante la ejecución del PTQP el área total tratada abarcó 2749 ha, la cual se dividió en 3 parcelas de 634 ha (parcela 1), 725 ha (parcela 2) y 1390 ha (parcela 3) (Figura 1.4). La Parcela 1 se quemó del 20 al 23 de agosto de 2013, la Parcela 2 del 17 al 23 de agosto de 2014 y la Parcela 3 del 17 al 19 de septiembre de 2015 (Figura 1.4). Durante la quema del año 2015, hubo un escape del fuego que provocó un incendio en una zona aledaña que lograron contener al día siguiente (Figura 1.4). En este caso, tomamos el área planificada a quemar (990 ha) y el incendio (400 ha) como un único evento, que totalizó las 1390 ha que tomamos como Parcela 3. Estas quemas fueron ejecutadas previo aislamiento total con cortafuegos seguros, de un ancho entre 30 y 200 m de ancho, logrados principalmente a través de movimiento mecánico de la tierra y quemas de ensanche.

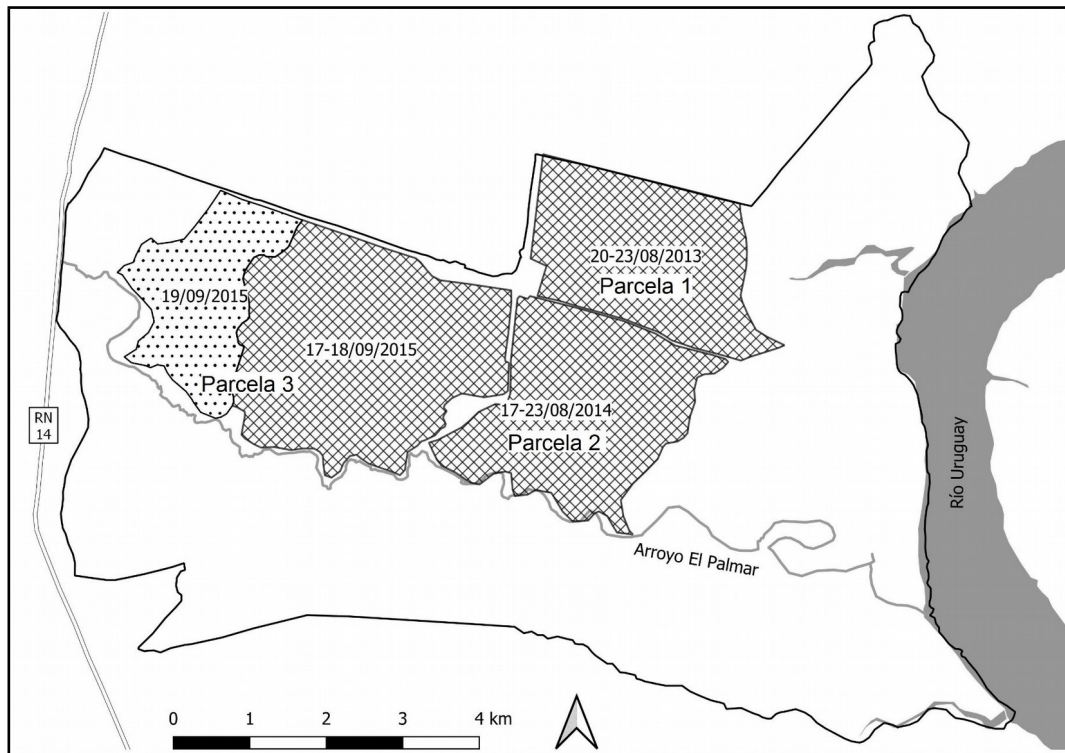


Figura 1.4. Áreas tratadas en el Plan Trianual de Quemias ejecutado entre los años 2013 y 2015 en el Parque Nacional El Palmar. Con rayas se representan las áreas con quema controlada y con puntos el área afectada por el fuego que se escapó durante la quema de 2015.

Además, durante este estudio ocurrió un incendio natural, provocado por un rayo, que duró entre el 1 y 2 de marzo de 2018, afectando una parte de la Parcela 3. Incluimos este evento para poder comparar la respuesta de la vegetación a las quemias prescritas y al incendio natural, y además, como una variable importante que modificó el ambiente durante el período de relevamiento de fauna.

CAPÍTULO 2

RESPUESTA DE LA VEGETACIÓN AL FUEGO

Los términos incendio y quema suelen prestarse a confusión, por lo que decidimos incluir un glosario con las definiciones que tomamos en cuenta para esta tesis.

2.1. Glosario

Según el Servicio Nacional del Manejo del Fuego¹ podemos definir los distintos tipos de fuego como:

Incendio: fuego no programado o programado y no controlado, que se propaga libremente y sin estar sujeto a control humano. Según la causa los diferenciamos en:

natural: La fuente de ignición más significativa y común es la caída de rayos producidos por tormentas eléctricas, principalmente cuando estas no son acompañadas de lluvia. Otra causa que puede producir incendios en algunas regiones es la actividad volcánica.

antrópico: la fuente de ignición surge a partir de actividades, elementos o instalaciones humanas, como fogones mal apagados, colillas de cigarrillo arrojadas desde los caminos, quemas intencionales de desperdicios campos productivos que se descontrolan, chispas de líneas eléctricas o simplemente vandalismo.

Quema: fuego planificado y controlado por el ser humano, que se dejan arder bajo condiciones ambientales previamente establecidas, y para el logro de objetivos de manejo de una unidad territorial.

2.2. Introducción

Las sabanas ocurren donde los árboles y los pastos interactúan para crear un bioma que no es ni pastizal ni bosque (Scholes & Archer, 1997). Las plantas leñosas y gramíneas interactúan mediante muchos mecanismos, algunos negativos, como la competencia, y otros positivos, como la facilitación (Scholes & Archer, 1997). La dinámica en los cambios de vegetación en las sabanas depende de las sequías, la herbivoría, el fuego, la competencia y condiciones del suelo, todos interactuando de manera compleja e impredecible (Archer, 1994; Augustine, 2003; Bran et al., 2007; Oesterheld et al., 1999). Los pastos y juncos C4 dominan casi todos los pastizales en los trópicos, subtrópicos y zonas templadas cálidas, y su elevada productividad aumenta las cargas de combustible lo que aumenta la actividad del

¹ <https://www.argentina.gob.ar/ambiente/fuego/conocemas/incendioforestal>

fuego (Sage, 2004). Un mayor desarrollo del estrato de pastos, especialmente si la distribución es homogénea, contribuye a una mayor acumulación y continuidad de combustible fino, lo que favorecería la propagación del fuego sin control en caso de una fuente de ignición. Algunos autores han sugerido procesos de retroalimentación entre la estructura y composición de la vegetación y el régimen de fuego (Archer, 1994; Bran et al., 2007; Brown & Sieg, 1999; Paritsis et al., 2015).

El fuego produce efectos diferentes sobre las formas de vida que se regeneran a partir del rebrote, de acuerdo a la localización y grado de protección de los meristemas. En general, los pastos se regeneran a partir de meristemas ubicados en la zona del cuello de la planta que, se encuentran relativamente protegidos del fuego (Bran et al., 2007). Los arbustos, en cambio, poseen los meristemas más expuestos, en consecuencia resultan más afectados y su regeneración vegetativa es más lenta (Bravo et al., 2003). A su vez, los pastos disminuyen el reclutamiento de árboles principalmente mediante la facilitación de fuegos, mientras que los árboles inhiben a los pastos excluyendo a los fuegos una vez que alcanzan una densidad suficiente. El fuego es un agente de mortalidad que mata preferentemente a las plantas más pequeñas (Bond & Van Wilgen, 1996). Los pastos requieren un ciclo más corto para producir semillas y por lo tanto pueden ocupar más rápidamente los espacios libres a partir del reclutamiento de nuevos individuos (Bond & Keeley, 2005). La competencia o la herbivoría que retarda el crecimiento aumentan en gran medida el riesgo de muerte por incendio posterior (Bond & Van Wilgen, 1996; Bran et al., 2007). Debido a las propiedades únicas del fuego como perturbación (afecta áreas grandes y crea parches sincronizados), surgen dinámicas muy interesantes como resultado de las disparidades entre el desempeño de las plantas jóvenes y las adultas (Bond & Van Wilgen, 1996). Si un evento de disturbio ocurre antes de que una dada especie alcance su madurez reproductiva, no habrá propágulos disponibles para recolonizar el parche generado (Hobbs & Huenneke, 1992). A su vez, los fuegos periódicos liberan minerales almacenados en los suelos y en la biomasa de los árboles, crean espacio y reducen la competencia por la humedad, los nutrientes, el calor y la luz (Bond & Van Wilgen, 1996). La fuerza y el signo de la interacción varían tanto en el tiempo como en el espacio, lo que permite una amplia gama de posibles resultados, pero no un modelo predictivo universal (Scholes & Archer, 1997).

Algunas especies dependen del fuego para la liberación o germinación de sus semillas y tienen numerosas adaptaciones que aseguran su supervivencia después del incendio (Bond & Van Wilgen, 1996). En particular, en el PNEP la mayoría de las especies vegetales presentes están adaptadas al fuego (Biganzoli et al., 2009; Galíndez et al., 2013; Goveto, 2005; Policelli, 2014). Teniendo en cuenta toda la comunidad vegetal, Goveto (2005) observó que la riqueza de especies vegetales no se vio afectada por la cantidad de años post-fuego, pero sí difiere en su abundancia, siendo las gramíneas y hierbas las más abundantes en sitios recientemente quemados (dos años) en el PNEP. Policelli et al. (2019) observó que las quemas al inicio de la estación de crecimiento produjeron una disminución de la altura y cobertura del estrato herbáceo en los primeros meses post fuego, pero presentó una marcada recuperación a lo largo del tiempo. Además, la cobertura de gramíneas superó, luego de siete

meses, la registrada para este grupo en áreas no quemadas (Policelli et al., 2019). Por otro lado, el fuego de baja intensidad disminuyó la cobertura de los arbustos verdes y la altura del estrato arbustivo a corto plazo, siendo estos más afectados en las heladas siguientes (Policelli et al., 2019). Sin embargo, la respuesta post fuego de los arbustos varió de acuerdo a la especie evaluada (Policelli et al., 2019). En cuanto a las especies de arbustos más abundantes de esta área protegida, *Baccharis dracunculifolia* se regenera a partir de la lluvia de semillas de las plantas sobrevivientes cercanas, *Acanthostyles buniifolius* regenera por rebrote y *Baccharis glutinosa* se regenera por brote facultativo (Galíndez et al., 2013). Luego de un incendio natural a finales de la estación de crecimiento, se observó que *B. dracunculifolia* colonizaba sitios en donde se habían muerto individuos de *A. buniifolius* (Biganzoli et al., 2009). Como la mayoría de las semillas de chilcas del banco de semillas del suelo se murieron durante el incendio, el reclutamiento de estas poblaciones dependió de la lluvia de semillas que se produjo el año posterior (Galíndez et al., 2013). Igualmente, las semillas enterradas a profundidades mayores a un centímetro pueden producir plántulas ya que pueden sobrevivir al fuego, sumado a que las condiciones de mayor disponibilidad de luz que se dan luego del fuego benefician la germinación de estos arbustos (Galíndez et al., 2013).

La población de la palmera *Butia yatay* del PNEP, objetivo de conservación del parque, tiene dudosa viabilidad, ya que presenta una baja tasa de producción de plántulas (Lunazzi, 2009). El fuego no afecta a los ejemplares adultos de yatay, ya que sólo alcanza a chamuscar la capa superficial de los estípites de los ejemplares sin afectar su yema apical, que puede rebrotar rápidamente; en cambio, puede destruir por completo ejemplares jóvenes de escaso tamaño (APN, 2015; FVSA, 2002). Se observó que en sitios recientemente quemados (menos de dos años) había mayor cantidad de plántulas de hojas compuestas en comparación al mismo sitio luego de cuatro años del incendio (Lunazzi, 2009). En un estudio hecho en la estancia vecina al PNEP, la Aurora del Palmar, observaron que al quitarle la competencia del estrato herbáceo con herbicidas, aumentó significativamente la densidad de renovales de yatay y su posterior establecimiento y desarrollo (FVSA, 2002). Por lo que el fuego podría ayudar a liberar a las palmeras de la competencia con las gramíneas al momento de la germinación.

En cuanto a las especies de árboles que conforman los bosques ribereños, desde la creación del PNEP se observó una expansión desde las zonas ribereñas hacia el resto del paisaje, mediada en gran parte por la ausencia de incendios (Morandeira, 2009; Rolhauser, 2007). En particular, se observó que el paraíso, una especie leñosa invasora, a pesar de que tiene una alta tolerancia al fuego, este tiene un efecto negativo sobre la disponibilidad de sus frutos (Menvielle, 2003).

El disturbio del fuego ha actuado permanentemente en la zona, ya sea a través de eventos provocados por agentes naturales, como los rayos, u originados por acción antrópica, como quemas con fines cinegéticos y como herramienta de manejo desde la época colonial hasta la actualidad (APN, 2015; ver Sección 1.2). El período de probabilidad de incendios naturales en el PNEP es de octubre a marzo, siendo mayor entre diciembre y febrero tanto para los incendios naturales como no-naturales,

en su mayoría afectando superficies mayores a 50 ha (Goveto, 2005). Teniendo en cuenta todos los eventos de fuego que ocurrieron en el PNEP entre 1971 y 2001, la frecuencia de incendios de superficies mayores que 50 hectáreas es de uno cada 4 a 11 años con un promedio de uno cada 5,8 años; y sólo para los incendios naturales, la frecuencia es de uno cada 1 a 11 años, con un promedio de uno cada 3,5 años (Goveto, 2005). Para los pastizales y sabanas, los efectos del fuego sobre la vegetación dependen en gran parte de la frecuencia del disturbio (Collins, 1992) y de la escala espacial de análisis (Walker & Peet, 1983).

Para mejorar la gestión de un territorio es importante contar con información ambiental suficientemente precisa y actualizada (Chuvienco, 2008). El avance tecnológico de las últimas décadas nos brinda una gama cada vez más diversificada de datos sobre distintas variables de interés ambiental (Chuvienco, 2008; Jensen, 2015). Los cambios globales del clima y uso de la tierra son de gran interés actualmente y la teledetección es una fuente imprescindible de datos para estas temáticas ya que estos se pueden obtener sistemáticamente en áreas geográficas muy grandes en lugar de solo observaciones de un solo punto (Chuvienco, 2008). La teledetección es la técnica de adquisición de datos de la superficie terrestre desde sensores instalados en satélites o aviones. La interacción electromagnética entre el terreno y el sensor genera una serie de datos que son procesados posteriormente para obtener información interpretable de la Tierra (Hall et al., 2002; Jensen, 2015).

Las imágenes satelitales son útiles para examinar los efectos del fuego porque pueden ser usadas para evaluar cualitativa y cuantitativamente la vegetación a escalas multitemporales y multiespaciales, son económicas, puede cubrir áreas grandes e inaccesibles, y capturan información útil específica de la vegetación y los suelos (Norton et al., 2009). Uno de los métodos más utilizados para transformar los datos contenidos en estas imágenes en información temática es la clasificación digital y el mapeo de los distintos tipos de coberturas de suelo (Chuvienco, 2008; Jensen, 2015). Las estrategias a seguir para la obtención de estos mapas son numerosas y comprenden la selección del tipo de sensor, el método de clasificación (supervisado, no supervisado o mixto), el algoritmo (paramétrico o no paramétrico), los conjuntos de bandas y/o combinaciones de ellas y el número de imágenes (clasificaciones unitemporales o multitemporales), entre otras (Chuvienco, 2008; Hall et al., 1995; Jensen, 2015). Las elecciones realizadas sobre cada uno de estos aspectos dependen principalmente de los objetivos del trabajo y de la disponibilidad de recursos. Otro de los usos más comunes de los datos contenidos en las imágenes satelitales es la elaboración de índices espectrales. Los índices de vegetación reducen los datos de múltiples bandas a un solo valor numérico (índice) en cada píxel de la imagen, y muchos se han desarrollado para resaltar los cambios en la condición de la vegetación (por ejemplo, Allan et al., 2003; Escuin et al., 2008). Los índices de vegetación utilizan las diferencias en la reflectancia de la vegetación en las longitudes de onda del visible y del infrarrojo cercano o medio (Hall et al., 2002). Uno de los índices más utilizados para estudiar el vigor de la vegetación o la producción de biomasa

relativa es el índice NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*). El NDVI varía entre -1 y $+1$ y cuantifica la diferencia relativa entre el "pico" de reflectancia del infrarrojo cercano y el "valle" de reflectancia del rojo en la firma espectral típica de la vegetación. Para objetos con mucha vegetación, el valor del NDVI será cercano a la unidad, mientras que para los objetos sin vegetación, el NDVI será cercano a cero (Hall et al., 2002). El índice dNBR (*differenced Normalized Burn Ratio*) es el método principal para mapear incendios en todo el mundo (Cocke et al., 2005). Utiliza la diferencia temporal entre un conjunto de datos satelitales anteriores y posteriores al incendio para determinar la extensión y el grado de cambio provocado por el fuego (Key & Benson, 2006). Este índice se construye restando los índices NBR (*Normalized Burn Ratio*) de las imágenes pre y post-quema. El índice NBR utiliza las bandas del infrarrojo cercano y medio, con una estructura parecida al NDVI (Key & Benson, 2006). El dNBR varía entre -2 y 2 teóricamente, indicando a valores más altos mayor severidad en el cambio entre el estado anterior y posterior al fuego (Key & Benson, 2006). Los valores continuos de dNBR se pueden estratificar en clases ordinales o niveles de gravedad para simplificar la delimitación y la caracterización de las áreas quemadas (Key & Benson, 2006).

En cuanto a los datos satelitales disponibles más utilizados, se encuentran los que provee la misión Landsat de la NASA (<http://landsat.usgs.gov>). La misión Landsat tiene una resolución espacial de 30 m en el espectro óptico y una resolución temporal de 16 días. Tiene la ventaja de que comenzó en 1972 y continúa hasta la actualidad. La misión Sentinel-2 de la ESA comprende una constelación de dos satélites con una resolución espacial de 10 - 20 m en el espectro óptico y una resolución temporal de 10 días, 5 días entre ambos satélites (<https://sentinel.esa.int/web/sentinel/missions/sentinel-2>). El satélite Sentinel-2A comenzó a funcionar en junio de 2015 y el Sentinel-2B en marzo de 2017. Los datos provenientes de ambas misiones son compatibles entre sí, permitiendo un monitoreo de la cobertura terrestre a largo plazo y contrarrestar la pérdida de imágenes por interferencia de las nubes. Esto es importante, ya que el momento de adquisición de la imagen es fundamental debido a los cambios fenológicos de la vegetación y la alta tasa de recuperación que tienen las sabanas luego del fuego (Lhermitte et al., 2011).

Además de imágenes satelitales en crudo, existen productos ya elaborados para estudiar el fuego. El Sistema de Información sobre Incendios para Gestión de Recursos (FIRMS por su sigla en inglés) distribuye datos de incendios activos y otras anomalías térmicas casi en tiempo real, provenientes de los sensores MODIS y VIIRS de la NASA (<https://firms.modaps.eosdis.nasa.gov/>). La detección de focos de calor se realiza mediante un algoritmo contextual (Giglio et al., 2003; Giglio et al., 2016) que utiliza la fuerte emisión de radiación del infrarrojo medio que se produce durante los incendios para localizarlos (Dozier, 1981; Matson & Dozier, 1981). Para aquellos píxeles de fuegos potenciales, se utilizan los píxeles vecinos para estimar la señal radiométrica del píxel en ausencia de fuego y así detectar si hay una anomalía térmica. Puede pasar que el sensor no capte un fuego porque pudo haber comenzado y terminado entre las pasadas de los satélites, o el incendio puede ser demasiado pequeño o demasiado frío para ser detectado en el píxel o la capa de nubes, el humo denso o el dosel de los

árboles pueden ocultar completamente un incendio. Estos datos tienen una resolución moderada, de 1000m para MODIS y de 375 m para VIIRS, y cada pixel puede contener 1 o más fuegos. Este producto sirve para identificar posibles focos de incendio, ubicarlos en tiempo y espacio y es posible descargar datos históricos desde el año 2000 en adelante.

Si bien se estudiaron las respuestas de algunas especies vegetales al fuego, queda por analizar el efecto de la aplicación de quemas controladas (fuegos de baja intensidad al inicio de la temporada de crecimiento) en parcelas de gran tamaño y sus efectos a largo plazo sobre la estructura de la vegetación.

2.2.1. Objetivos específicos

- Evaluar la eficiencia de quema de los distintos tipos de vegetación presentes en las parcelas antes del comienzo del Plan Trienal de Quemias Prescritas.
- Analizar los cambios en la estructura del paisaje antes y después de la aplicación de las quemias prescritas en comparación a los cambios encontrados en sitios similares no quemados.
- Describir los cambios en la biomasa de los distintos tipos de vegetación en las áreas quemadas luego de la aplicación de las quemias prescritas, en comparación a áreas no quemadas.
- Describir espacial y temporalmente el régimen histórico de fuego del PNEP entre 1970 y 2017.
- Identificar cuáles variables que describen al régimen de fuego histórico se asocian con los tipos de vegetación presentes en la actualidad en el PNEP.

2.2.2. Hipótesis y predicciones

H1: Las quemias prescritas constituyen un mecanismo eficiente para la restauración del pastizal a largo plazo.

P1a: La cobertura del pastizal con relación a su cobertura pre-quema será mayor en los sitios quemados con respecto a sitios similares que no fueron quemados.

P1b: La cobertura del arbustal con relación a su cobertura pre-quema será menor en los sitios quemados con respecto a sitios similares que no fueron quemados.

P1c: La cobertura de los árboles con relación a su cobertura pre-quema será menor o igual en los sitios quemados con respecto a sitios similares que no fueron quemados.

H2: Luego de la quema los pastizales tienen un tiempo de recuperación de su biomasa más rápida que los chilcales y estos últimos que los árboles.

P2: Luego de la quema los pastizales tendrán una recuperación de la biomasa, medida con NDVI, más rápida que los chilcales y estos últimos que los árboles.

2.3. Metodología

Para poder estudiar el efecto del fuego sobre la vegetación, primero es necesario delimitar las áreas que fueron afectadas por este disturbio. Para ello se utilizaron índices derivados de imágenes satelitales que comparan la reflectancia antes y después del fuego. Se buscaron imágenes provenientes del sensor Landsat-8 OLI lo más cercanas posible a las fechas de quema, para los tres años del PTQP, que no tuvieran nubes en la zona de estudio (Tabla 2.1). Para la fecha post-fuego de la quema de septiembre de 2015, no había imágenes Landsat-8 OLI libre de nubes, por lo que se buscaron imágenes provenientes del satélite Sentinel-2A y 2B MSI. La búsqueda y descarga de las imágenes se realizó a través del portal Earth Explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>). Cada imagen fue corregida radiométricamente y por sustracción de cuerpo oscuro (DOS1) (Song et al., 2001) con el complemento *Semi-Automatic Classification Plugin* de QGIS (Congedo, 2016). Para la imagen Sentinel-2A del 22/10/2015 se remuestreó la imagen con tamaño de pixel de 30 x 30 m para que sea comparable con las de Landsat-8. Luego, todas las imágenes fueron recortadas con la superficie del PNEP.

Tabla 2.1. Fechas y sensores utilizados para calcular las áreas quemadas para cada una de las quemas prescriptas y para el incendio natural de 2018. Las imágenes Landsat 8 OLI (L8) corresponden al *path* 225, *row* 082. La imagen Sentinel-2A MSI (S2A) corresponde al *tile* número T21HUE.

Fecha de fuego	Imagen pre-fuego	Imagen post-fuego
20-23/08/2013	L8 - 10/08/2013	L8 - 11/09/2013
17-23/08/2014	L8 - 13/08/2014	L8 - 29/08/2014
17-19/09/2015	L8 - 15/07/2015	S2A - 22/10/2015
01-02/03/2018	L8 - 01/03/2018	L8 - 18/04/2018

Se calculó el índice normalizado de área quemada NBR (*Normalized Burned Ratio*) de cada imagen recortada (Ec. 1), para luego poder calcular la diferencia entre este índice entre la imagen anterior y la posterior al evento de fuego (*difference Normalized Burned Ratio*=dNBR, Ec. 2).

$$NBR = \frac{IRC - IRm}{IRC + IRm} \quad (1)$$

Donde IRC es la banda correspondiente a la longitud de onda del infrarrojo cercano e IRm al infrarrojo medio. Para las imágenes Landsat-8 se utilizaron la banda 5 correspondiente al IRC y la banda 7 al IRm y para la imagen de Sentinel-2A se utilizaron la banda 8A para el IRC y banda 12 para el IRm.

$$dNBR = NBR_{prefuego} - NBR_{postfuego} \quad (2)$$

Los valores continuos del índice dNBR se pueden categorizar en dos clases, quemado y no quemado, para simplificar la delimitación de las áreas quemadas (Key & Benson, 2006). Para obtener un valor umbral de dNBR para dividir en estas dos categorías que sea acorde a nuestro sitio de estudio, se probaron varios valores crecientes de umbral, comenzando en 0,10 según Key & Benson (2006). Se aumentó el umbral hasta un valor de 0,18, donde observamos que las zonas categorizadas como quemadas concordaron con las zonas que en la imagen se veían quemadas, y redujeron los falsos positivos como, por ejemplo, el agua, las nubes, y el suelo desnudo. Para realzar las zonas quemadas en la visualización de las imágenes, se utilizó una combinación de bandas de rojo, infrarrojo cercano e infrarrojo de onda corta (bandas 4, 5, 6 para Landsat-8 y 4, 8A, 11 para Sentinel-2). De este modo se recategorizaron las imágenes en dos categorías: no quemado, si el valor del píxel era menor a 0,18 y quemado, si el valor del píxel era mayor o igual a 0,18. Luego se vectorizó el ráster resultante y se guardó el polígono resultante del área quemada.

Una vez delimitadas las áreas quemadas, se cuantificó la superficie de cada una de ellas, en hectáreas, y se calculó el porcentaje de área quemada con respecto a la que se planificaba tratar. Los polígonos de las parcelas planificadas a quemar nos los brindaron el personal del PNEP. Además, se calculó el área que se incendió en marzo de 2018 y, en este caso, el porcentaje de área quemada se relativizó al polígono convexo que contenía al área quemada en el incendio.

Por último, se delimitó una zona control para comparar los cambios de cobertura y productividad que podrían haber ocurrido debido al tiempo transcurrido entre fechas y no por la acción de las quemas. Esta área se delimitó en una zona donde sabemos que no hubo incendios ni quemas entre 2013 y 2019 y de un tamaño similar al promedio de las tres áreas quemadas (535 ha). Todo el procesamiento de imágenes y creación de polígonos se realizó en el programa QGIS (QGIS, 2020).

2.3.1. Cambios en la estructura del paisaje antes y después de las quemas

Para estudiar los cambios en la estructura del paisaje se hicieron clasificaciones de los principales tipos de cobertura de imágenes antes y después del plan de quema. En la Tabla 2.2 se describen las coberturas de interés. Si bien hubo clasificaciones de vegetación hechas en trabajos anteriores (Batista et al., 2014; Marateo et al., 2009; Ruiz Selmo et al., 2007), ninguno trató de discriminar las zonas invadidas con chilcas de los pastizales, por lo que propusimos estas nuevas categorías de cobertura de suelo.

Tabla 2.2. Descripción de las coberturas que se tomaron como referencia para las clasificaciones de las imágenes satelitales.

Cobertura	Descripción
Canto Rodado (CR)	Pastos muy cortos con suelo predominante de piedras de canto rodado. Suelen tener depresiones pequeñas donde se acumula agua (no más de 2-3 m de diámetro)
Pastizal (P)	Pastos y hierbas de unos 20-30 cm de altura. Cuando son densos llegan a un metro de altura. Se dan en suelos arenosos o arcillosos.
Palmar-Pastizal (PP)	Matrices de pastizal acompañado por palmeras yatay en densidades variables. Se encuentran en las periferias de los pastizales.
Chilcal (C)	Arbustal de 1 a 2 m de altura, en algunos lugares muy denso, que dificulta el paso y en otros lugares con más espacio intermata. Suelo cubierto con pastos y hierbas cortas. Los arbustos son principalmente de las especies <i>Baccharis dracunculifolia</i> , <i>B. glutinosa</i> y <i>Acanthostyles buniifolius</i> .
Palmar-Chilcal (PC)	Chilcal acompañado con palmeras yatay, en densidades variables. Suele haber algún árbol presente, principalmente espinillo y/o ñandubay, pero de manera muy aislada.
Palmar con árboles (PA)	Palmar con estrato con árboles, en su mayoría nativos de la selva ribereña. Cuando la cobertura arbórea es muy densa, el suelo está desnudo. En las zonas donde hay poca cobertura del dosel, crecen chilcas. Se disponen como islas en el paisaje.
Selva (S)	Selva en galería acompañando al río Uruguay y a los arroyos permanentes.
Pajonal (Pj)	Zonas inundables, en las cañadas de afluentes de los arroyos. No están inundadas todo el año. Crecen pajonales y a veces hay árboles como ceibos o sauces.
Agua (A)	Cuerpos de agua (lagunas y arroyos)

Para entrenar y validar las clasificaciones de las imágenes, se tomaron 128 puntos de referencia en el campo de las principales coberturas de suelo (Tabla 2.2) entre diciembre 2016 y diciembre 2017 (Figura 2.1). Se eligieron los puntos de referencia teniendo en cuenta que se encontraran en un área homogénea de mayor superficie que la del tamaño de un pixel de 30 metros de lado ($900 \text{ m}^2 = 0,09 \text{ ha}$) de 2x2 a 5x5 píxeles, contando con un valor mínimo de 50 píxeles por clase temática para obtener una estimación fiable del error (Congalton, 1991). De los 128 polígonos totales de referencia de campo, se seleccionaron al azar, estratificando por las clases, un 30% para validación y el restante 70% para entrenar la clasificación supervisada (Huang et al., 2002).

Se buscaron imágenes del sensor Landsat-8 OLI de una fecha anterior al comienzo del plan de quemas (25/07/2013) y de una fecha posterior al término de todo el plan (20/07/2017), ambas de la misma estación del año. Se trabajó con una imagen del 2017 ya que durante ese año se hicieron los muestreos de vegetación a campo para validar la clasificación. Las imágenes satelitales se descargaron del portal Earth Explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>) y se corrigieron a valores de reflectancia y por sustracción de cuerpo oscuro (DOS1; Song et al., 2001). Se realizaron los métodos de clasificaciones supervisadas por distancia mínima, máxima verosimilitud y paralelepípedo para la imagen de 2017, eligiendo el algoritmo de distancia mínima ya que fue con el que mayor precisión

global se logró. Luego, se realizó este tipo de clasificación sobre ambas imágenes de julio de 2013 y de 2017 y se aplicó un filtro por mayoría de 3x3 píxeles con conexión de 8 píxeles. Tanto la corrección de las imágenes como las clasificaciones de cobertura se realizaron utilizando el complemento *Semi-Automatic Classification Plugin* de QGIS (Congedo, 2016).

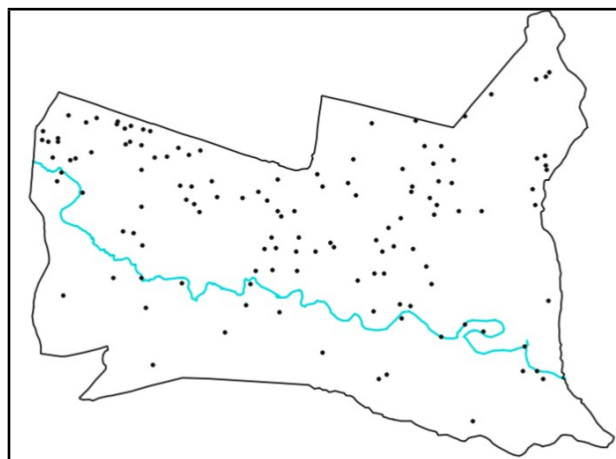


Figura 2.1. Ubicación del centroide de los 128 polígonos de referencia tomados a campo entre diciembre de 2016 y diciembre 2017 en el Parque Nacional El Palmar.

Se evaluó la precisión de la clasificación de la imagen Landsat-8 del 20/07/2017 por ser la que coincide con el período de toma de datos de referencia a campo. La precisión de la clasificación se evaluó mediante una matriz de confusión, en donde las columnas contienen la información de referencia tomada en campo y las filas, la generada por la clasificación. A partir de esta matriz se calculó la precisión global (PG) de la clasificación, considerada como el porcentaje de píxeles correctamente clasificados (sumatoria de la diagonal principal) respecto del total de píxeles utilizado en la evaluación (Congalton, 1991). La precisión de cada clase se calculó a través de las precisiones del productor (PP) y del usuario (PU). La primera representa el porcentaje de píxeles que en la realidad son de una clase de cobertura y que el clasificador lo adjudicó correctamente a esa misma clase, y la segunda, el porcentaje de píxeles de una clase del mapa que se corresponde con lo que se observó a campo (Congalton, 1991).

Para evaluar si el fuego afectó de distinta manera a los tipos de vegetación, se cuantificó el área que fue efectivamente quemada de cada una de las clases de vegetación que había al comienzo del plan de quemas (eficiencia de quema). Para esto, la clasificación de la imagen de julio de 2013 se recortó con el área quemada de cada una de las parcelas y se sumó el área de cada categoría de vegetación que fue quemada. Además, se sumó el área de cada tipo de vegetación dentro de cada una de las parcelas planificadas para poder relativizar el valor de la superficie quemada al total que había presente antes del plan de quemas.

Para visualizar los cambios ocurridos en la estructura del paisaje antes y después del plan de quemas, se realizó un mapa de cambios de cobertura para cada una de las tres áreas quemadas y para

la zona control. Además, para cuantificar dichos cambios se calcularon las matrices de cambio entre las clasificaciones de cobertura de suelo de julio 2013 y julio 2017 para cada una de las tres áreas quemadas y de la zona control. Como los tipos de vegetación no están representados de forma similar en las 3 parcelas tratadas y el control, se decidió relativizar las áreas de la matriz de cambio al total del área ocupada por cada tipo de cobertura en la clasificación del 2013 (marginal fila). Los mapas y las matrices de cambio se realizaron con el programa *Semiautomatic Classification Plugin* de Qgis (Congedo, 2016).

Para analizar los cambios de coberturas nos focalizamos en los cambios Pastizal-Chilcal, PalmarPastizal-PalmarChilcal, PalmarChilcal-Palmar con árboles, Palmar con árboles-Selva. Consideramos que no pueden crecer ni desaparecer palmeras en cuatro años como para que cambie la categoría de cobertura del pixel, ya que son de crecimiento muy lento. En contraposición, el crecimiento o muerte de algunos árboles pequeños, sobre todo en los bordes de los montes, consideramos que pueden ocurrir en el lapso de cuatro años, permitiendo el cierre de la canopia hacia una selva o la apertura de ella que de paso a chilcales. Entonces, los cambios PalmarPastizal-Pastizal, PalmarChilcal-Pastizal, PalmarChilcal-Chilcal los consideramos como parte del error de la clasificación. Las categorías Canto rodado y Pajonal no fueron un foco en este análisis ya que no son el objetivo de control del plan de quemas y representan poca superficie en las parcelas tratadas.

2.3.2. Cambios en la biomasa post-quema

Para generar una serie temporal de NDVI se descargaron 95 imágenes comprendiendo el período desde abril de 2013 a marzo de 2019. Cincuenta y siete de ellas fueron imágenes Landsat-8 OLI TIRS del período 20 de abril de 2013 al 20 de marzo de 2019 y 38 fueron imágenes Sentinel-2A y 2B MSI entre el 12 de septiembre de 2015 y el 28 de febrero de 2019. Se trató de dar prioridad a las imágenes Landsat-8, pero como hubo años con mucha nubosidad, se incorporaron imágenes Sentinel-2 para tener representada la variación de la productividad en todas las estaciones del año, con por lo menos una imagen cada dos meses. Se obtuvieron los valores de reflectancia a tope de atmósfera, con el algoritmo DOS1, utilizando el paquete *Semi-Automatic Classification Plugin* de QGIS (Congedo, 2016). Además, para las imágenes Landsat-8 se enmascararon las nubes con el complemento de *Cloud Masking* de QGIS (Corredor Llano, 2020) y para las imágenes Sentinel-2 se utilizó el complemento *sen2cor* de SNAP (S2TBX, s.f.). Luego, se calculó para cada imagen el índice de vegetación normalizado NDVI (Ec. 3)

$$NDVI = \frac{IRc - Rojo}{IRc + Rojo} \quad (3)$$

Donde IRc es la banda correspondiente a la longitud de onda del infrarrojo cercano y rojo a la

longitud del rojo en el espectro visible. Para las imágenes Landsat-8 se utilizaron la banda 5 correspondiente al IRc y la banda 4 al rojo, y para las imágenes de Sentinel-2 se utilizaron la banda 8A para el IRc y banda 4 para el rojo.

Con el fin de evaluar los tiempos de recuperación de la biomasa en las áreas quemadas con respecto al área control, se realizaron series de NDVI en el tiempo. Para esto, utilizando los polígonos de áreas quemadas efectivamente y el área control, se calculó el NDVI promedio y el desvío estándar de cada una de estas áreas utilizando la herramienta calculadora ráster de QGIS. Luego, se graficaron las series temporales de NDVI promedio para cada una de las áreas. Además, por fuera de los objetivos planteados a priori, a partir de la oportunidad que generó el incendio natural en 2018, nos planteamos poder comparar cómo se recupera la vegetación luego de un incendio natural a finales del verano y las quemas controladas hechas a finales del invierno. Para ello se realizó un gráfico similar haciendo foco en el incendio, donde se graficó el NDVI promedio y su desvío estándar desde un año antes del incendio (marzo 2017) hasta un año luego del este (marzo 2019) para el área afectada en el incendio y para el área control. A partir de los gráficos se comparó la recuperación de las distintas áreas quemadas con el control.

Por otro lado, en vista que los distintos tipos de vegetación pueden verse afectados de manera distinta por el fuego, se decidió evaluar el tiempo de recuperación de la productividad pero separando por tipo de vegetación. Para evitar confundir el cambio de productividad con el cambio de cobertura, se seleccionaron los píxeles que si bien se habían quemado, no cambiaron de tipo de cobertura entre las clasificaciones de 2013 y 2017 en las tres parcelas tratadas y en la zona control. Para simplificar la visualización de las series temporales de NDVI, se focalizó el análisis en tres tipos de fisonomías de vegetación contrastantes de interés: pastizal, chilcal y palmar con árboles. Para el área quemada en 2013 no había suficientes píxeles (sólo 2) de palmar con árboles, por lo que se decidió hacer los cálculos para la categoría selva, ya que tiene una estructura similar. Utilizando estas áreas de los tipos de vegetación que no cambiaron de 2013 a 2017, se realizó el cálculo de NDVI promedio y desvío estándar en las áreas quemadas y en la zona control y se graficaron las correspondientes series temporales. A partir de los gráficos se compararon los tiempos de recuperación de las distintas fisonomías de vegetación a su productividad pre-quema con respecto al control.

2.3.3. Régimen de fuego histórico y su relación con la vegetación actual

Con el fin de mapear todas las áreas que fueron incendiadas o quemadas desde la creación del PNEP, se contó con una base proporcionada por el ICE (Incendios, Comunicaciones y Emergencias), con los registros de los incendios y quemas que sucedieron entre 1970 y 2000. Estos registros cuentan con la fecha del evento, el área afectada y mapas hechos a mano. También se contó con archivos formato shape incompletos que se utilizaron como punto de partida para completar la base. A partir

del 2000 hasta el 2017 se buscaron las fechas en que hubo eventos de fuego, utilizando parte de los registros del ICE, consulta directa al personal del ICE y datos satelitales. Se utilizó el producto de focos de calor de la NASA (<https://firms.modaps.eosdis.nasa.gov/>) para detectar o confirmar fechas de los incendios o quemas y poder descargar las imágenes correspondientes a esos eventos (Tabla 2.2). Se descargaron todos los focos de calor provenientes de los satélites MODIS y VIIRS que se detectaron dentro del área del parque. Teniendo en cuenta las fechas de los distintos eventos proporcionados por estas alertas satelitales y la de los registros del ICE, se buscaron imágenes Landsat-5 TM, Landsat-7 ETM+, Landsat-8 OLI-TIRS o Sentinel-2 MSI, que no presentaran nubes sobre el área afectada y de fechas lo más cercanas posibles al evento, tanto antes como después de cada evento (Tabla 2.2). En caso de no encontrar una imagen anterior cercana, se utilizó una del año anterior perteneciente a la misma estación del año. Las fechas e imágenes utilizadas para mapear las áreas afectadas durante el Plan de Quemias Prescriptas se detallan en la Tabla 2.1. El procesamiento de las imágenes y la delimitación de áreas quemadas se realizó siguiendo el procedimiento ya descrito en la sección 2.3.

Tabla 2.2. Fechas de los registros de eventos de fuego del ICE y de focos de calor entre 2003 y 2017 que ocurrieron dentro del PNEP, y las fechas y tipo de imágenes con las que se trabajó para delimitar las áreas quemadas, sin incluir las quemias del PTQP.

Fecha ICE	Fecha del foco calor	Fecha de la imagen anterior	Fecha de la imagen posterior	Satélite	Causa
?/?/2003	25/08/2003	30/07/2003	16/09/2003	L5	Quema prescripta
01-16/09/2004	14/09/2004	30/07/2003	18/09/2004	L5	Quema prescripta
?/?/2008	14/03/2008	05/03/2008	21/03/2008	L5	Quema prescrita
07/11/2010	08/11/2010	06/11/2010	22/11/2010	L5	Incendio antrópico
21/12/2011	21/12/2011	03/12/2011	04/01/2012	L7	Incendio antrópico
19/12/2013	no detectado	16/12/2013	17/01/2014	L8	Incendio antrópico
24-25/8/2016	no detectado	18/08/2016	19/09/2016	L8	Quema prescripta
26/11/2016	no detectado	22/11/2016	15/12/2016	S2	Incendio natural

Para confeccionar un mapa de frecuencias de quemias, se pasaron las capas vectoriales obtenidas a formato ráster. Cada shape fue rasterizado, con valor 0 en las zonas no quemadas y valor 1 en las zonas quemadas, con un tamaño de píxel de 10 m. Luego, se sumaron todas las capas de modo de obtener la frecuencia de quema entre 1970 y 2017 (ver detalle del procedimiento en la Figura 2.2). Con el mapa de frecuencia de fuegos, se cuantificó qué superficie del PNEP fue afectada por cada frecuencia de fuego y el porcentaje del área total del PNEP afectado por cada frecuencia.

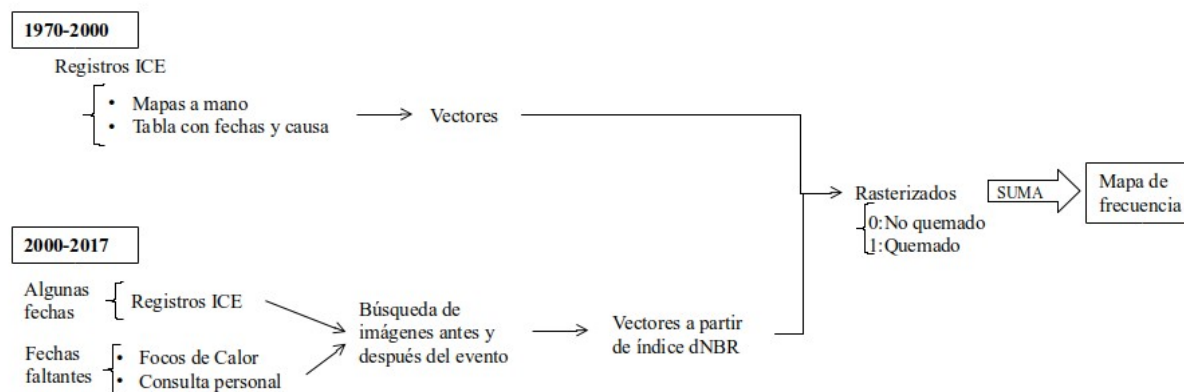


Figura 2.2. Resumen de los pasos seguidos para elaborar el mapa de frecuencia de fuego en el PNEP entre los años 1970 y 2017 en función de las distintas fuentes de datos.

Por otro lado, se confeccionaron mapas de las áreas quemadas separándolas por las distintas causas de fuego (incendios naturales, incendios antrópicos, quemas prescritas y otras causas no determinadas). Además, se graficó la cantidad de área afectada por año, diferenciando por las distintas causas. Como en algunos casos hubo varios eventos de fuego de una misma causa en un mismo año, se sumaron las superficies de todos ellos.

Para estudiar si hay asociación entre la fisonomía de vegetación actual y la historia de fuego que hubo en el sitio, indistintamente de la causa que originó el disturbio, se usaron los 120 puntos de vegetación tomados a campo (los restantes 8 puntos eran de la categoría “agua”) entre diciembre de 2016 y diciembre de 2017. Las variables utilizadas para describir la historia del fuego de cada sitio fueron:

- Área promedio (PA): promedio de las áreas quemadas, en hectáreas, que abarcaron ese sitio entre 1970-2017.
- Suma total de las áreas (SA): suma de todas las áreas quemadas, en hectáreas, que abarcaron ese sitio entre 1970-2017.
- Tiempo promedio de requema (TPR): tiempo promedio, en años, que tarda en volver a quemarse ese sitio.
- Frecuencia relativa (FR): número de quemas o incendios que ocurrieron en 47 años (1970-2017) en ese sitio.
- Frecuencia relativa al máximo tiempo entre fuegos (FR_max): número de quemas o incendios relativizados a la cantidad de años que pasaron entre el primer y último fuego en ese sitio.
- Años desde el último fuego (AUF): cantidad de años desde el último fuego hasta la actualidad (2017).

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para poder ordenar los sitios en base a variables referidas a la historia del fuego de cada sitio (Borcard et al., 2018). Para armar la base de datos para el ACP se intersectó la capa de los 120 puntos de referencia a campo con los vectores de las

quemadas/incendios y se extrajo el dato del año y el área quemada de cada una. Con esos valores se calculó el área promedio y la suma de todas las áreas quemadas que intersectan a cada punto. Con los años, se calculó el tiempo entre eventos sucesivos y luego se promediaron los valores para obtener el tiempo promedio de requema. Restando el último año de quema al año del muestreo de vegetación (2017) se calculó la cantidad de años desde el último fuego. Para calcular las frecuencias de fuegos, se utilizó el mapa ráster elaborado previamente y se extrajo el valor del pixel de frecuencia de quema para cada punto de referencia. Luego ese valor se relativizó a 47 años (1970-2017) para obtener el valor de frecuencia relativa. Como hay muchos sitios en donde no hubo fuego por muchos años y comenzó a quemarse más recientemente o viceversa, se decidió relativizar el valor de número de eventos de fuegos al máximo tiempo, en años, entre el primer y último fuego de un sitio. Así, por ejemplo, se puede diferenciar cualquier sitio que se quemó dos veces en 47 años tendría una $FR = 0,0425$, donde si es que se quemó en 1996 y 2000 su $FR_{max} = 2 / (2000-1996) = 2/4 = 0,5$ pero si se quemó en 1979 y 2000 su $FR_{max} = 2/(2000-1979) = 2/21 = 0,095$. Entonces, frente a la misma frecuencia de quema, a mayor FR_{max} los eventos de fuego sucedieron con menor tiempo entre fuegos. Para describir qué valores tomaron estas variables estudiadas en cada tipo de vegetación, se calculó su valor promedio y desvío estándar para cada uno de los grupos.

2.4. Resultados

Entre el 2013 y el 2015, se quemaron 1603 ha de las 2771 ha totales planificadas a tratar, representando un 57,85% de la superficie total. El efecto del fuego varió entre las tres parcelas. Para la parcela 1 (20-23/08/2013) se planificaron quemar 657 ha, de las cuales se lograron quemar 393 ha, un 59,82%. Para la parcela 2 (17-23/08/2014) se planificaron quemar 723 ha de las cuales se lograron quemar 384 ha, un 53,11%. Por último, para la parcela 3 (17-19/09/2015) se planificaron quemar 1392 ha de las cuales se quemaron 826 ha, un 59,34%. Al mapear las áreas afectadas por las quemas pudo observarse que éstas no fueron espacialmente homogéneas, quedando algunas zonas que no se quemaron o el daño fue muy leve (Figura 2.3). Estas zonas no quemadas coinciden en algunos casos con los cursos de los arroyos y la vegetación asociada a ellos (Figura 2.3).

Durante el incendio natural del 1-2 marzo de 2018 también se observa que el fuego no quemó toda la vegetación por igual, sino que se observan parches sin quemar (Figura 2.4). El total del área quemada en este incendio fue de 499 ha y el polígono convexo que abarca toda esta área tiene unas 1152 ha, por lo que sólo el 43,32% del área total se quemó realmente.

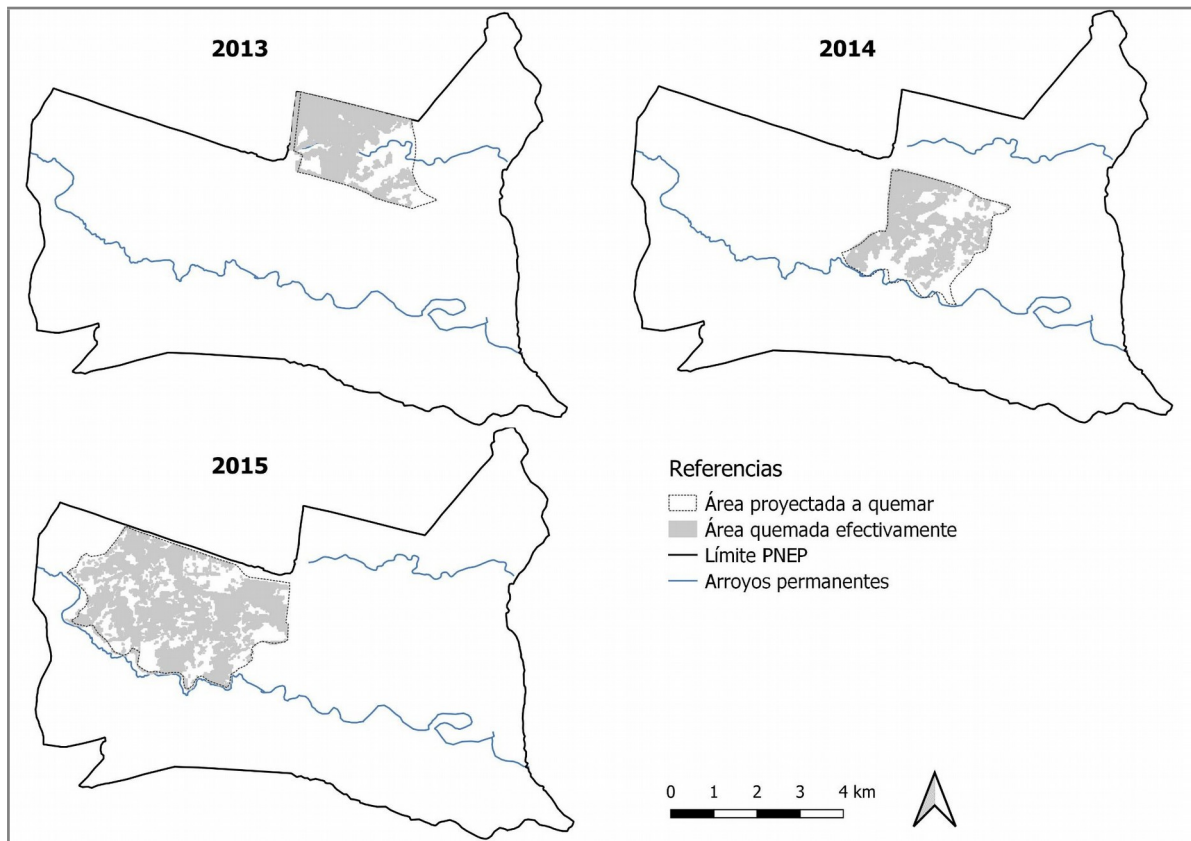


Figura 2.3. Áreas planificadas a quemar en el Plan Trianual de Quemias del Parque Nacional El Palmar y las áreas que efectivamente se quemaron.

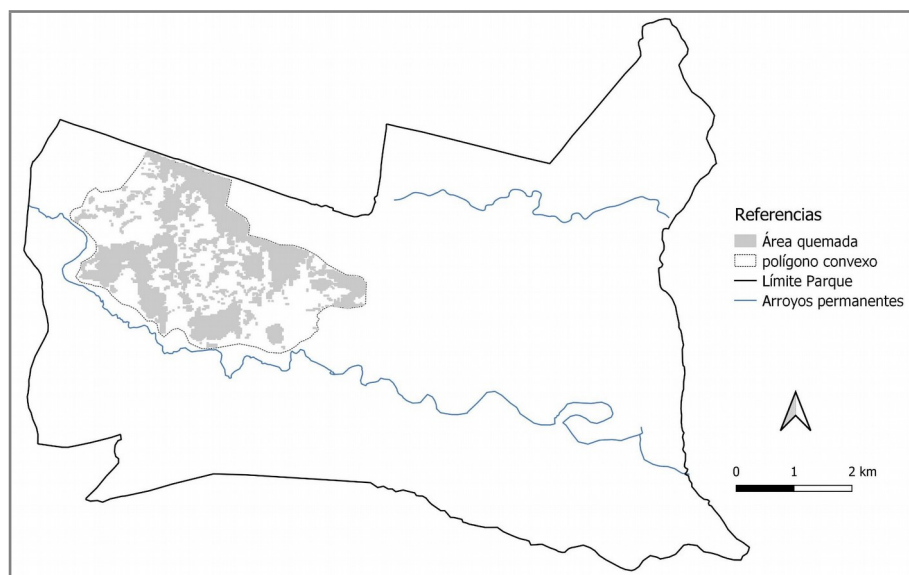


Figura 2.4. Área quemada durante el incendio natural del 1 y 2 de marzo de 2018 en el Parque Nacional El Palmar. La línea gris delimita el polígono convexo que contiene toda el área afectada por el fuego.

2.4.1. Cambios en la estructura del paisaje antes y después de las quemas

La composición de vegetación de cada una de las parcelas es similar antes del inicio del PTQP pero cada una tiene sus particularidades. En términos generales, analizando las tres parcelas en conjunto, se observa que los pajonales, cantos rodados y selvas fueron las coberturas de menor representación en el área tratada, abarcando menos de 125 ha entre las tres coberturas (Figura 2.5). En contraste, los pastizales, palmares-pastizales, chilcales, palmares-chilcales y palmares con árboles fueron las coberturas mayoritarias, ocupando unas 2623 ha del área total planificada a quemar (2748 ha; Figura 2.5). Los chilcales, palmares-chilcales y palmares-pastizales fueron las categorías predominantes en las tres parcelas, seguidas de pastizales y palmares con árboles con menor representatividad dependiendo de la parcela analizada (Figura 2.5).

Enfocándonos en las cinco coberturas predominantes, en cuanto a la eficiencia de quema de los distintos tipos de vegetación presentes antes del inicio del plan de quemas, se obtuvo que el efecto del fuego fue distinto y además varió entre las tres parcelas tratadas (Figura 2.5). En términos generales, la eficiencia de quema varió entre 35% y 71% según el tipo de fisonomías de vegetación alcanzada por el fuego (Figura 2.5). Al analizar cada parcela individualmente, se observa que los chilcales y los palmares-chilcales tuvieron una eficiencia de quema entre el 52 y 83% en las distintas parcelas (Figura 2.5), mientras que los palmares-pastizales tuvieron una mayor efectividad para ser quemadas, con porcentajes entre 65 y 84% (Figura 2.5). En cuanto a los pastizales y los palmares con árboles tuvieron distintos patrones en cada parcela. En las parcelas 1 y 2 los pastizales ocupaban poca superficie y se quemaron entre un 53 y 57% de los mismos (Figura 2.5). En cambio, en la parcela 3 si bien los pastizales ocupaban una gran extensión, sólo se vieron afectados por el fuego un 26% de su superficie (Figura 2.5). En cuanto a los palmares con árboles, en la parcela 1 fueron muy escasos, en contraposición la selva es más preponderante debido a que esta vegetación acompaña al arroyo Los Loros que atraviesa la parcela por el medio. Para ambos ambientes arbolados se observa una baja proporción de su superficie quemada, menor al 7% (Figura 2.5). En la parcela 2, los palmares con árboles ocupan sólo unas 76 ha del total y se quemó un 18% de esa superficie. En cambio, en la parcela 3 este tipo de vegetación ocupa más de 225 ha y se quemó un 61% del total (Figura 2.5).

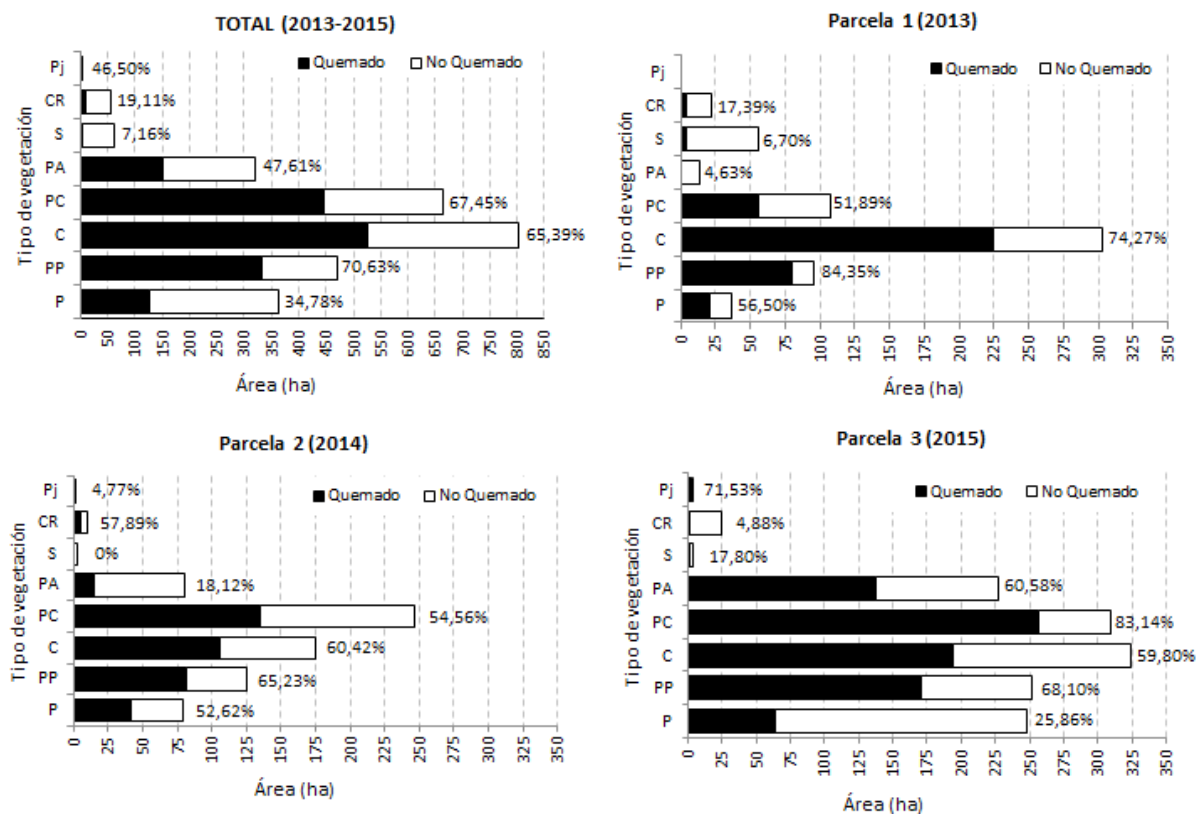


Figura 2.5. Área quemada y no quemada de cada una de las categorías de vegetación de la clasificación de julio de 2013, tanto para la totalidad del Plan de Quemas Prescrito como diferenciando en cada una de las tres parcelas tratadas entre 2013 y 2015 en el Parque Nacional El Palmar. Al final de cada barra se encuentra el porcentaje que fue quemado del total de esa cobertura.

Las clasificaciones resultantes de las imágenes de 2013 y 2017 se presentan en la Figura 2.6. Comparando visualmente las clasificaciones, se puede observar un aumento de la cobertura de pajonales en la desembocadura del arroyo El Palmar que posiblemente se deba a un aumento del caudal del arroyo en el invierno de 2017 (Figura 2.6). Este fenómeno no afectó el área donde se aplicaron las quemas, por lo que no influiría en los análisis de cambio de cobertura.

Para la clasificación supervisada de la imagen Landsat-8 del 20/07/2017 se logró una precisión global del 80% (Anexo - Tabla 1). La mayoría de las precisiones de productor y usuario fueron mayores a 66%, exceptuando cuatro casos (chilcal, palmar-chilcal, palmar-pastizal y selva) donde estas precisiones fueron entre 50-57% (Anexo - Tabla 1). La mayor confusión se da entre chilcales y palmares-chilcales y entre selva y palmar con árboles. Estos tipos de confusión no son preocupantes porque son categorías de vegetación donde se espera que el fuego tenga un efecto similar (Anexo - Tabla 1). Los palmares-pastizales se confunden principalmente con los palmares-chilcales, pero los palmares chicales no se confunden con los primeros, más bien se confunden principalmente con los chilcales y palmares con árboles (Tabla 1- Anexo). Por lo que la superficie de cambio a palmares-pastizales puede estar subestimada. Por su parte, los pastizales pudieron diferenciarse bien del resto de las coberturas (PP: 97% y PU: 69%; Tabla 1- Anexo), por lo que la superficie de cambio a pastizales estaría relativamente bien estimada. En base a las confusiones de la clasificación y a la similitud que

esperamos en cuanto a la respuesta al fuego, decidimos agrupar las categorías pastizal y palmar-pastizal por un lado y chilcal y palmar-chilcal por otro para simplificar el análisis de cambios de cobertura.

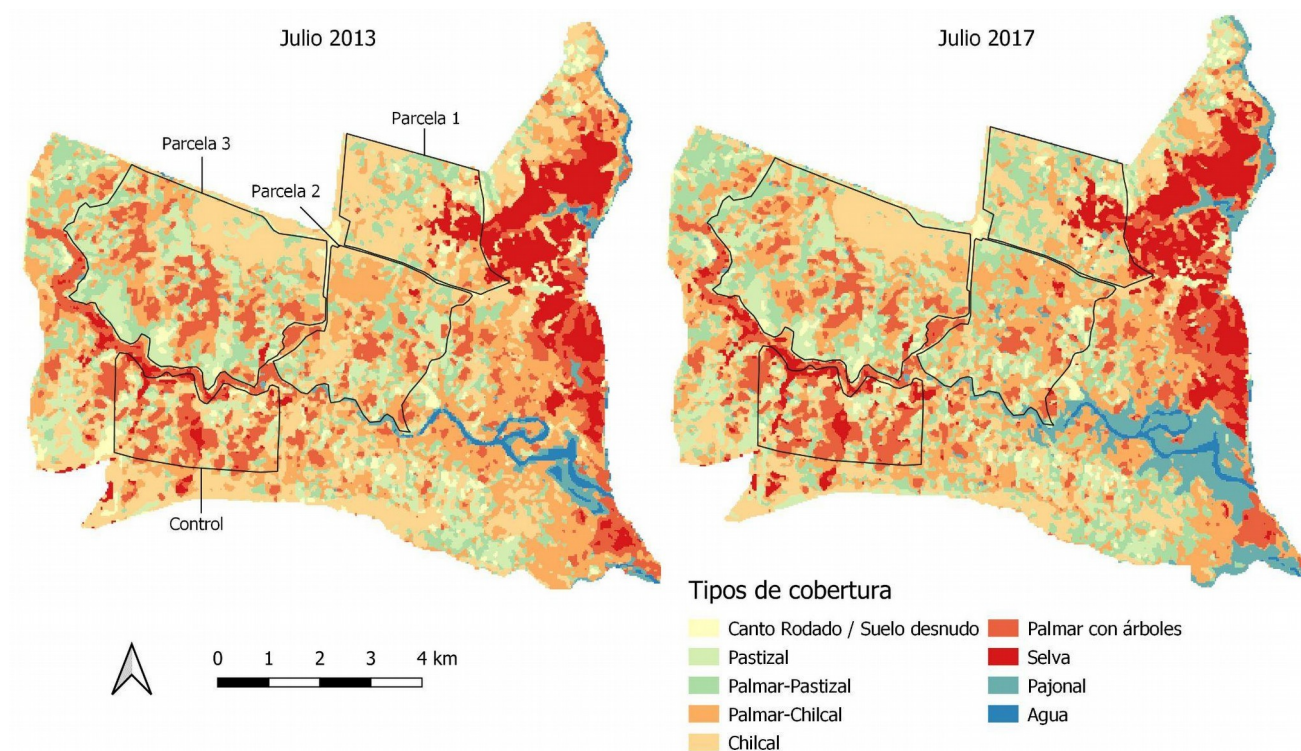


Figura 2.6. Clasificaciones supervisadas por distancia mínima para las imágenes Landsat-8 del 25 de julio de 2013 y del 20 julio de 2017 para el Parque Nacional El Palmar. Con líneas negras se delimitan las tres parcelas planificadas para quemar y la zona control elegida.

En el mapa de cambio de cobertura se puede observar que la mayoría del área no cambia de tipo de cobertura entre 2013 y 2017, independientemente de si fue quemada o no (en color gris; Figura 2.7). Si bien en la zona control se observaron cambios de cobertura, estos son menores a los observados en las tres parcelas que fueron quemadas (Figura 2.7). Analizando los cambios de chilcales o palmares-chilcales a pastizales o palmares-pastizales ($C+PC \rightarrow P+PP$) como “sabanización” y de pastizales o palmares-pastizales a chilcales o palmares-pastizales ($P+PP \rightarrow C+PC$) como “arbustificación”, se puede observar que en presencia de fuego la superficie que se sabaniza (en verde) es mayor a la que se arbustifica (en rojo), sobre todo en las parcelas 1 y 2 (Figura 2.7). Además, teniendo en cuenta los cambios de arbustales a palmares con árboles ($C+PC \rightarrow PA$) y de estos últimos a selvas ($PA \rightarrow S$) como “lignificación”, se observa un marcado aumento de estos ambientes más cerrados en la zona control y por el contrario, son imperceptibles en las áreas quemadas (en marrón; Figura 2.7). En contraposición, al evaluar los cambios inversos al proceso de lignificación con árboles ($S \rightarrow PA$ y $PA \rightarrow C+PC$) como “deslignificación”, observamos que en la parcela 3 hay una gran superficie que presenta esta apertura del dosel a dos años de haber ocurrido la quema prescrita (en marrón claro; Figura 2.7). Por otro

lado, la mayoría de los cambios se observan en la interfase entre los parches de los distintos tipos de vegetación (datos no mostrados).

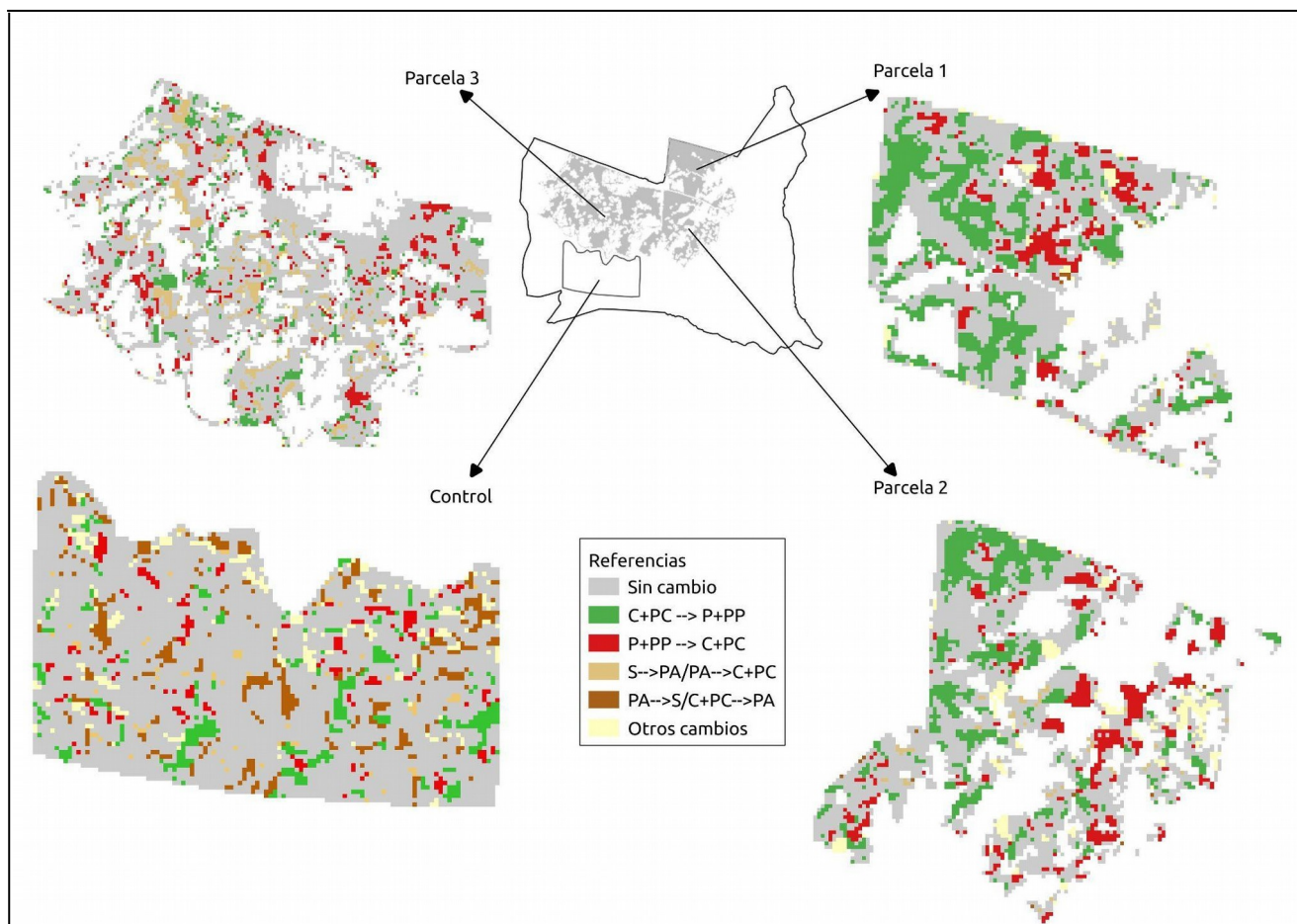


Figura 2.7. Cambios de cobertura entre las clasificaciones supervisadas de las imágenes de julio de 2013 y julio de 2017 para cada una de las áreas quemadas durante el Plan Trienal de Quemados y para el área control en el Parque Nacional El Palmar. P: pastizal, PP: palmar-pastizal, PC: palmar-chilcal, C: chilcal, PA: palmar con árboles, S: selva.

En cuanto a la cuantificación de los cambios de tipo de cobertura, no se presentan los resultados de los ambientes cunto rodado y pajonal ya que tienen poca representatividad en el área de estudio (Figura 2.5) y sufrieron cambios menores tanto en las parcelas tratadas como en el control. Es por esto que centramos el análisis en las coberturas de interés (pastizales+palmares-pastizales, chilcales+palmares-chilcales, palmares con árboles y selvas) y en cambios de coberturas de proporciones mayores al 5% de la cobertura inicial.

En el área control, entre el 70 y 95% de las coberturas presentes antes de la aplicación del PTQP permanecieron sin cambios entre 2013 y 2017 (Tabla 2.3). Entre estos años ocurrió un leve proceso de lignificación en la zona que no se quemó. El área control es la única que presentó un proceso de lignificación importante, con cambios de arbustales a palmares con árboles y de estos a selvas de un 10% de sus superficies iniciales, totalizando un aumento de 22 ha para los palmares con árboles ($0,0963 \times 223,47 \text{ ha}$) y de 18 ha para la selva ($0,1023 \times 173,48 \text{ ha}$). Además, ocurrieron cambios entre

sábanas y arbustales: un 14% de la superficie inicial de los arbustales pasaron a sábanas (32 ha) y un 20% de estos últimos se transformaron en arbustales (18 ha; Tabla 2.3). Esto resultó en un aumento neto de 14 ha de sábanas en ausencia de fuego, que puede deberse a otros factores ambientales y también a las limitaciones de la técnica de cuantificación que utilizamos.

Tabla 2.3. Matriz de cambio de tipo de cobertura entre las clasificaciones supervisadas de julio de 2013 y julio de 2017 con los valores de proporción en relación a la superficie de cada tipo de cobertura antes del inicio del PTQP, para el área control y cada una de las tres parcelas quemadas. En negrita se resaltan las proporciones mayores al 5%. P: pastizal, PP: palmar-pastizal, PC: palmar-chilcal, C: chilcal, PA: palmar con árboles, S: selva. En verde se resalta los cambios correspondientes a sabanización, en rojo la arbustificación, en marrón la lignificación, en marrón claro la deslignificación y en amarillo otros tipos de cambios. Los valores en las celdas con guiones se eliminaron para simplificar la interpretación, ya que corresponden a tipos de vegetación representadas por menos de 10 pixeles.

CONTROL		Julio 2017				Total (ha)
		P+PP	C+PC	PA	S	
Julio 2013	P+PP	0,7627	0,2050	0,0052	0,0031	86,56
	C+PC	0,1439	0,6993	0,0963	0,0560	223,47
	PA	0,0026	0,0291	0,8634	0,1023	173,48
	S	0	0,0080	0,0401	0,9519	33,69
						517,19
Parcela 1		Julio 2017				Total (ha)
		P+PP	C+PC	PA	S	
Julio 2013	P+PP	0,5995	0,3658	0	0	100,97
	C+PC	0,3872	0,5925	0,0023	0,0074	279,85
	PA	---	---	---	---	0,63
	S	0	0,2143	0,0238	0,7619	3,78
						385,23
Parcela 2		Julio 2017				Total (ha)
		P+PP	C+PC	PA	S	
Julio 2013	P+PP	0,5132	0,3836	0	0	123,04
	C+PC	0,3210	0,6483	0,0034	0,0007	240,76
	PA	0,0124	0,3106	0,5901	0,0062	14,50
	S	---	---	---	---	0,00
						378,30
Parcela 3		Julio 2017				Total (ha)
		P+PP	C+PC	PA	S	
Julio 2013	P+PP	0,6619	0,3300	0,0004	0,0004	235,27
	C+PC	0,1440	0,8474	0,0066	0,0010	450,90
	PA	0,0065	0,4348	0,5481	0,0013	137,54
	S	---	---	---	---	0,72
						824,43

En las tres parcelas tratadas, se observa que, en términos generales, la proporción de superficie sin cambio disminuye a un 62% en promedio con respecto al control y los tipos de cambios varían según la parcela. En la parcela 1, con cuatro años de recuperación post-fuego, se observa que la proporción de cambio a favor de la sabana es un 24% mayor con respecto al control (0,3872-0,1439), mientras que el cambio a favor de la arbustificación es un 16% mayor con respecto al control (0,3658-0,2050), dando un aumento neto de 71 ha de sábanas en esta parcela (0,3872*279,85ha-0,3658*100,97ha; Tabla 2.3). Este aumento es 5,07 veces mayor al observado en la parcela control (71 ha/14 ha). Por otro lado, no se observan cambios significativos entre los palmares con árboles y selvas, aunque estos tipos de vegetación están muy poco representados en esta área quemada (Tabla 2.3).

En la parcela 2, con tres años de recuperación post-fuego, se observó que el cambio a favor de la sabana fue un 18% mayor con respecto al control (0,3210-0,1439), y al mismo tiempo, el cambio a favor de la arbustificación fue un 18% mayor con respecto al control (0,3836-0,2050), resultando en un aumento neto de 30 ha de sábanas (0,3210*240,76ha - 0,3836*123,04ha; Tabla 2.3). Este aumento es 2,14 veces mayor al observado en la parcela control (30 ha/14 ha). En cuanto a la deslignificación, hubo un cambio de palmares con árboles a chilcales 10 veces mayor que el control (0,3106/0,0291), aunque sólo representa 5 ha del total de la parcela (Tabla 2.3). Igualmente, en esta parcela no se observó proceso de lignificación.

En la parcela 3, con dos años de recuperación post-fuego, el porcentaje de cambio de arbustos a

sabanas es similar al control y la arbustificación es 13% mayor (0,3300-0,2050; Tabla 2.3), resultando en una disminución neta de 13 ha de sabana (0,1440*450,90ha-0,3300*235,27ha; Tabla 2.3). Sin embargo, en esta parcela tomó más importancia el proceso de deslignificación, ya que los palmares con árboles fueron una de las coberturas mayoritarias antes del inicio del plan de quemas. Luego de la aplicación de la quema prescrita, se observó que el cambio de palmares con árboles a arbustales fue un 41% mayor con respecto al control (0,4348-0,0291), totalizando una deslignificación de 60 ha (0,4348* 137,54 ha; Tabla 2.3).

2.4.2. Cambios en la biomasa post-quema

Analizando cómo varía la biomasa de la vegetación a lo largo del tiempo, se observa un ciclo estacional, con valores máximos en verano (enero-marzo) y valores mínimos para finales del invierno (agosto-septiembre; Figura 2.8). Para las tres áreas quemadas se evidencia un fuerte descenso de biomasa al momento de la quema (finales de invierno) pero un aumento muy rápido en la primavera siguiente. En las tres parcelas tratadas se observa que la biomasa del área quemada no difiere de la del área control tanto en el período antes de la quema como después de que se recupera la vegetación (Figura 2.8).

Para el área quemada del 20-23 de agosto de 2013 (parcela 1) se observó que luego de dos meses, el 29/10/2013, la biomasa se recupera a valores similares al control (Figura 2.8 - A). Para el área quemada del 17 al 23 de agosto de 2014 (parcela 2) se observó que luego de tres meses, el 17/11/2014, la biomasa del área quemada se iguala a la del control (Figura 2.8 - B). Es importante remarcar que en estas dos ocasiones hubo muchas nubes y no se pudieron obtener imágenes satelitales de fechas anteriores. Sin embargo, para la quema del 17 al 19 de septiembre de 2015 (parcela 3), también se observó que luego de tres meses la biomasa del área quemada se igualó a la del control (Figura 2.8 - C), y en esta ocasión sí se pudo contar con por lo menos una imagen libre de nubes por mes. Desde octubre hasta principios de diciembre (tres imágenes) los valores de NDVI promedio se mantuvieron por debajo de los obtenidos en el área control, y se igualaron para el 21/12/2015.

El descenso de NDVI luego de la quema del 2015 es más marcado (NDVI promedio = 0,3) que para las otras dos parcelas (NDVI promedio = 0,4), sin embargo, el tiempo de recuperación de la biomasa es similar en los tres casos (Figura 2.8). Por otro lado, en parte de la parcela 3 ocurrió el incendio natural en marzo de 2018, por lo que se observa otro descenso de NDVI para esa fecha (Figura 2.8), pero como abarcó otra superficie, se analizó de manera separada (Figura 2.9).

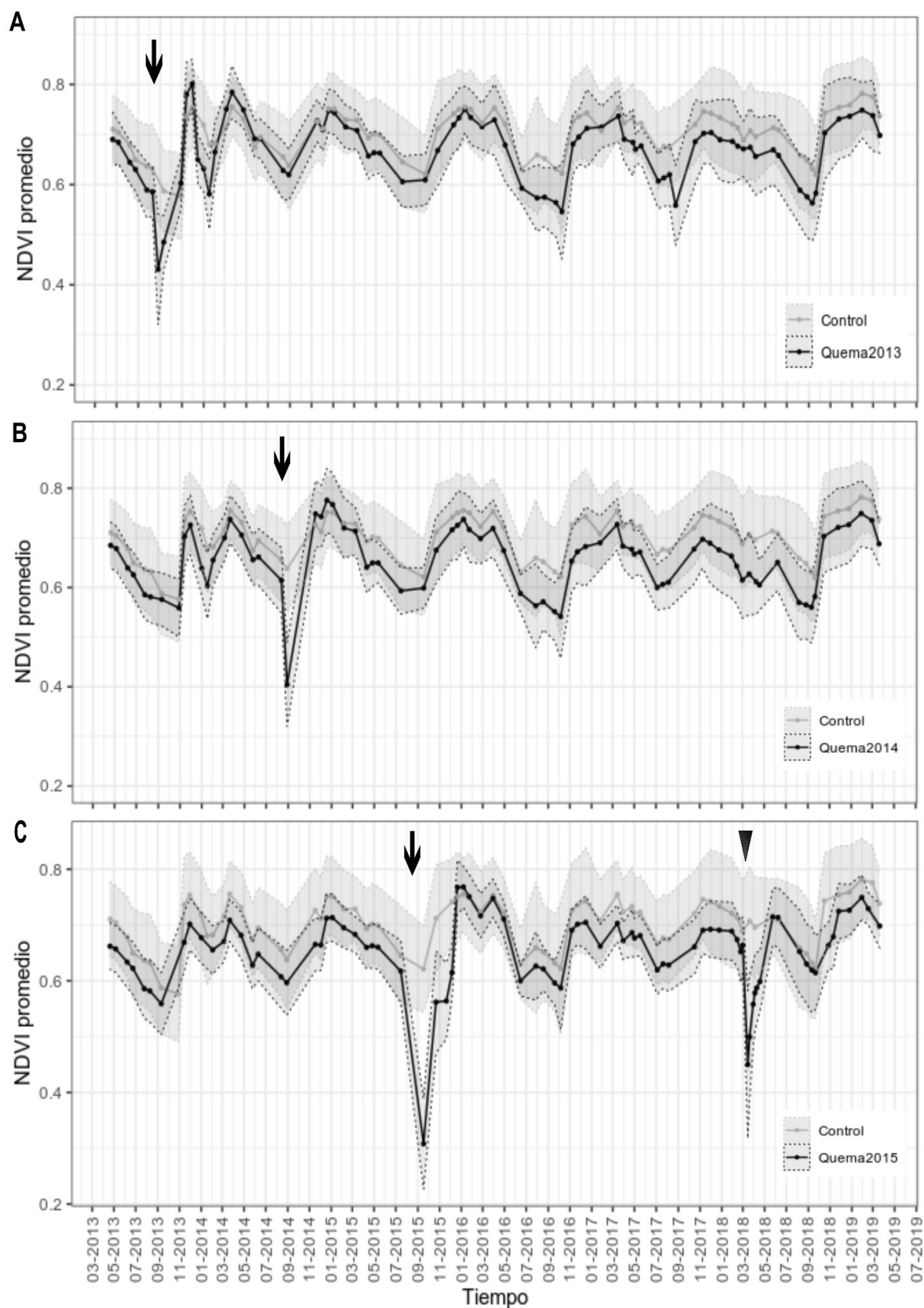


Figura 2.8. Serie temporal de NDVI promedio desde abril de 2013 a marzo de 2019 para (A) el área quemada en agosto de 2013 (parcela 1), (B) el área quemada en agosto de 2014 (parcela 2) y (C) el área quemada en septiembre de 2015 (parcela 3), en comparación con la zona control. El área sombreada y la línea de puntos corresponde al desvío estándar. Las flechas negras indican el momento de realización de las quemas prescritas y el triángulo negro la fecha del incendio natural.

En particular, para el incendio natural del 1 y 2 de marzo de 2018, ya se contaba con los satélites Sentinel 2 A y B, por lo que junto con el satélite Landsat 8 se lograron obtener imágenes cada 5 días y se pudo estudiar con más detalle cómo se recupera la productividad de la vegetación luego del incendio. La primera caída de biomasa la pudimos medir el 15/03/2018 y se iguala a la del control para el 24/05/2018, unos dos meses y medio luego del incendio (Figura 2.9). Esta recuperación de la biomasa es similar a la que ocurrió luego de las quemas prescriptas cuando el fuego fue aplicado a fines del invierno, antes de la estación de crecimiento. La caída del NDVI promedio llega a valores un poco inferiores a 0,4 (Figura 2.9), similar a lo observado en las parcelas 1 y 2 (Figura 2.8 A y B).

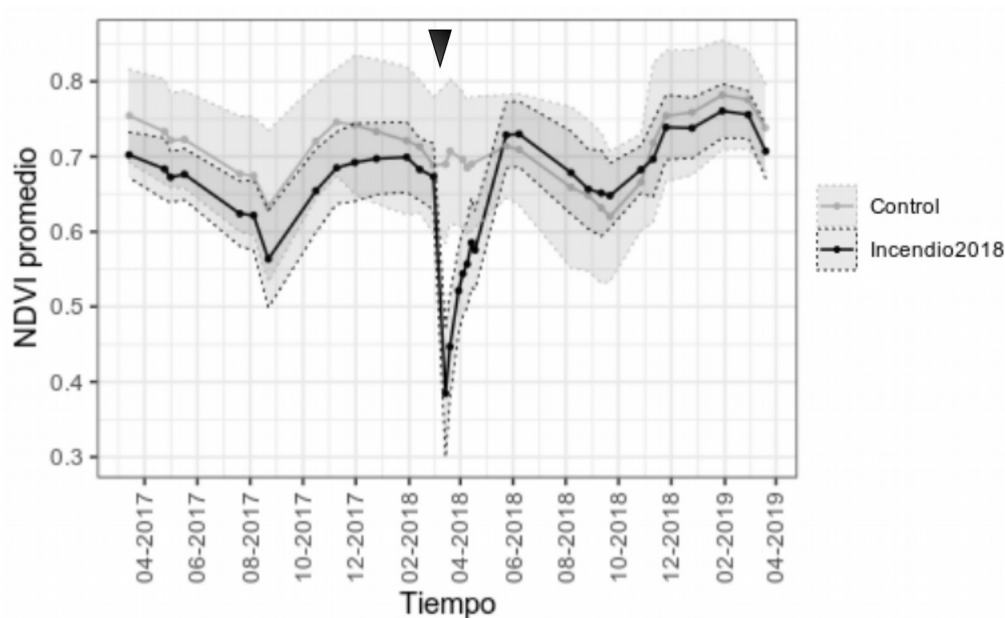


Figura 2.9. Serie temporal de NDVI promedio para el área incendiada del 1-2 marzo de 2018 en comparación con la zona control entre marzo de 2017 y marzo de 2019. El área sombreada y la línea de puntos corresponde al desvío estándar y el triángulo negro la fecha del incendio natural.

Como el cálculo de NDVI se realizó teniendo en cuenta todos los tipos de vegetación, los desvíos de las series temporales son grandes y se observa un gran solapamiento entre los valores de biomasa de la zona control y las tres parcelas (Figura 2.8). En este sentido, cuando se separó entre los tres tipos principales de vegetación, se observó que el fuego no afectó la biomasa de las fisonomías de vegetación por igual y su respuesta fue diferente dependiendo de la parcela tratada. El chilcal fue el tipo de vegetación más afectado en cuanto a su biomasa en las tres quemas y para las zonas con vegetación densa, como los palmares con árboles o la selva, la disminución en la biomasa fue mucho menor o casi nula con respecto al control en las tres parcelas (Figura 2.10). Los pastizales tuvieron respuestas diferentes en los tres casos, con distinto grado de afectación y respuestas de recuperación (Figura 2.10).

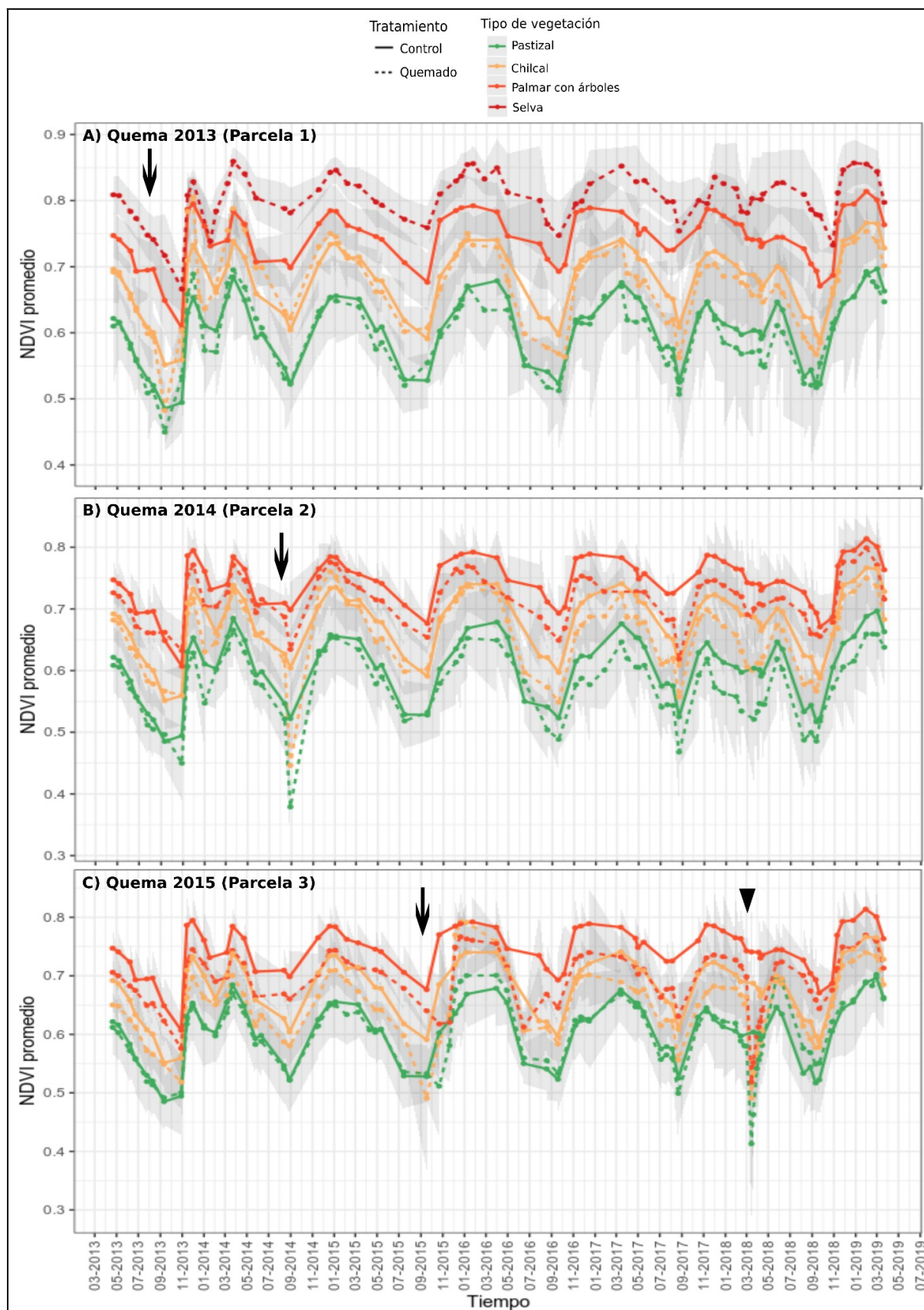


Figura 2.10. Serie temporal de NDVI promedio de los tipos de vegetación pastizal, chilcal y palmar con árboles/selva desde abril de 2013 a marzo de 2019 para (A) el área quemada en agosto de 2013 (parcela 1), (B) el área quemada en agosto de 2014 (parcela 2) y (C) el área quemada en septiembre de 2015 (parcela 3), en comparación con la zona control. El área sombreada corresponde al desvío estándar. Las flechas negras indican el momento de realización de las quemas prescritas y el triángulo negro la fecha del incendio natural.

En la parcela 1, se observa que la biomasa de los palmares con árboles fue poco afectada (Figura 2.10). En cambio, los chilcales sí tuvieron una disminución marcada en su biomasa y luego tuvieron un pico a los dos meses (noviembre de 2013) que se mantiene hasta diciembre de 2013. Luego, entre enero y marzo de 2014 se observa una disminución de la biomasa de los chilcales por debajo de los valores de los chilcales control y a partir de marzo se igualan a los valores del control (Figura 2.10). En cuanto a los pastizales, se observa una disminución del NDVI luego del fuego menor a la del chilcal, con un aumento de biomasa un poco mayor al control a partir de noviembre de 2013 y para enero de 2014 la biomasa ya se igualó a los pastizales controles (Figura 2.10).

En la parcela 2, se observa una pequeña disminución de NDVI promedio luego de las quemas en los palmares con árboles y los valores se igualan al control a los dos meses, en noviembre de 2014 (Figura 2.10). Los chilcales sufrieron una fuerte disminución de su biomasa y luego del fuego tuvieron un pico entre noviembre de 2014 y enero de 2015, igualando al control para febrero de 2015 (Figura 2.10). Los pastizales también sufrieron una fuerte disminución del NDVI promedio en esta parcela, pero a los dos meses, en noviembre de 2014, ya recuperaron su biomasa a valores similares al control, no observándose un pico post-quema en este caso (Figura 2.10).

En la parcela 3, se observa que los palmares con árboles presentaron una leve disminución de la biomasa desde el momento de la quema hasta diciembre de 2015 y luego comienza a recuperarse hasta que a partir de enero del 2016 se equipara a los valores del control (Figura 2.10). En cuanto a los chilcales, se observa una disminución marcada de la biomasa luego de la quema, que se va recuperando entre octubre y noviembre de 2015. Entre diciembre de 2015 y abril de 2016 presenta un pico de NDVI con valores mayores al control y a partir de mayo de 2016 se igualan a los valores de los chilcales control (Figura 2.10). Los pastizales tuvieron una disminución del NDVI promedio muy baja luego del fuego pero luego presentaron valores levemente superiores al control entre diciembre de 2015 y abril de 2016, y a partir de mayo de 2016 los valores de biomasa se igualaron a los de los pastizales control (Figura 2.10).

Si bien el área afectada por el incendio natural no coincide exactamente con el área quemada de la parcela 3, es interesante observar la caída de NDVI tan pronunciada que produjo el incendio en los tres tipos de vegetación en comparación a lo que produjeron las quemas prescriptas (Figura 2.10).

2.4.3. Régimen de fuego histórico y su relación con la vegetación actual

Entre 1970 y 2017, se quemó el 68,78% del total del área del Parque Nacional El Palmar (5661 ha de 8230 ha) por lo menos una vez (Figura 2.11). Las restantes 2569 ha (31,22%) no se quemaron desde 1970, y posiblemente desde la creación del PNEP en 1965. Un 39,31% del PNEP (3235 ha) se quemó entre 1 y 2 veces (Figura 2.11). Las frecuencias de fuego de entre 3 y 5 veces están representadas de manera similar, afectando áreas de entre 625 y 763 ha (Figura 2.11). La frecuencia

de 6 eventos de fuego es un poco menor a las anteriores, representando 4% del área total del PNEP, unas 303 ha (Figura 2.11). Zonas con más de 7 eventos de fuego son escasas, representando menos del 1% del área total del PNEP (Figura 2.11).

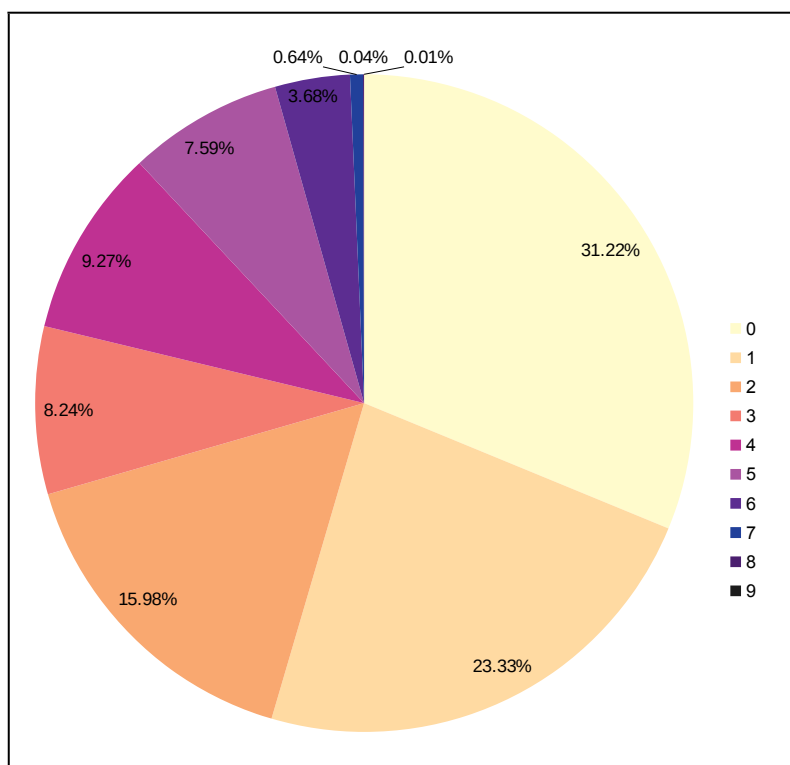


Figura 2.11. Porcentaje del área total del Parque Nacional El Palmar que fue afectado por las distintas frecuencias de fuego entre 1970 y 2017, sin discriminar entre las distintas causas.

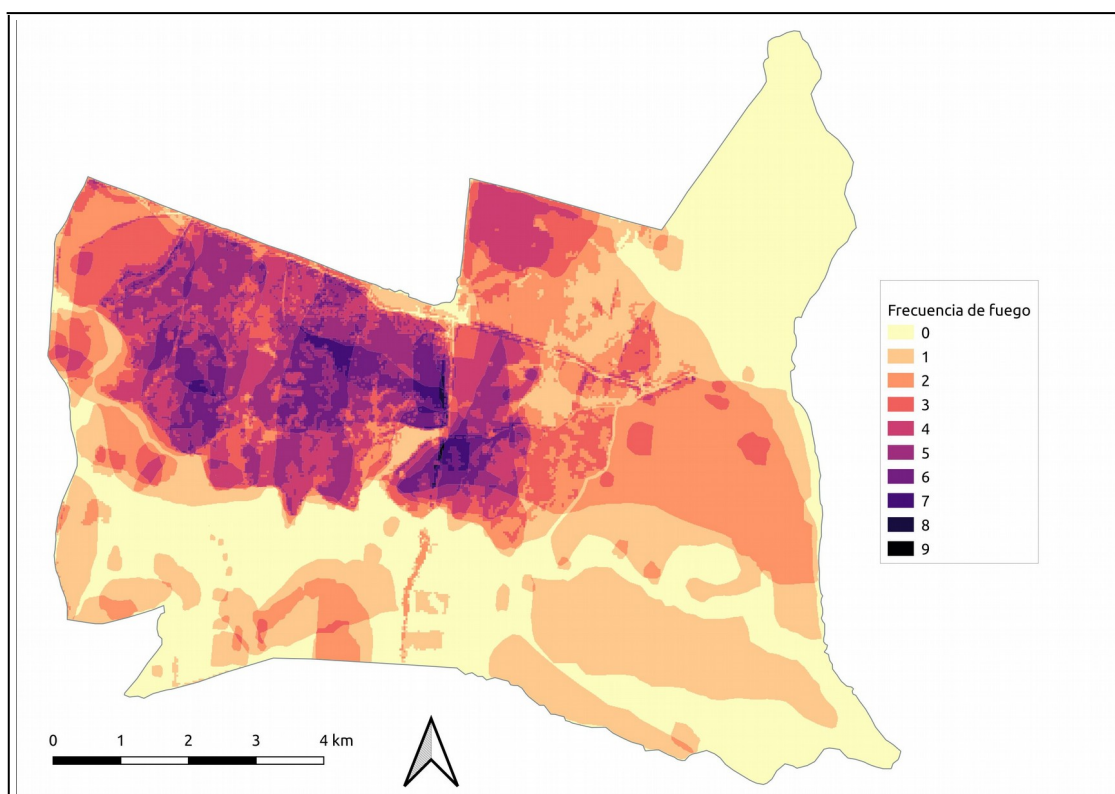


Figura 2.12. Frecuencia de ocurrencia de fuegos entre 1970 y 2017 en el Parque Nacional El Palmar, sin discriminar entre las distintas causas.

Figure 1 consists of four maps (A, B, C, D) of the Lake Michigan basin, showing the distribution of Great Lakes alewife spawning events by year. The maps are arranged in a 2x2 grid. Map A shows spawning events from 1973 to 2000. Map B shows spawning events from 1966 to 2015. Map C shows spawning events from 2003 to 2016. Map D shows spawning events from 1974 to 1989. Shaded areas indicate spawning events, and blue lines indicate rivers. A scale bar (0-4 km) is provided for Map C.

El área total afectada por fuego entre 1970 y 2017, sin distinguir las causas, fue de 14.992 ha, 1,82 veces el tamaño total del PNEP (8230 ha). En este período hubo 110 eventos de fuego en total que variaron entre menos de una hectárea hasta 1826 ha de extensión (Figura 2.13). Hubo 15 eventos por causas naturales (Figura 2.13), en todos los casos iniciados por rayos que ocurrieron entre octubre y febrero, a excepción del incendio de 1984 que ocurrió en el mes de julio. Los incendios naturales afectaron 1958 ha en total en este período, representando un 13,06% del área total afectada por fuego. Estos ocurrieron cada 1 a 16 años, la mayoría de las veces siendo sofocados rápidamente afectando superficies pequeñas de menos de 1 ha hasta 30 ha y en tres ocasiones áreas grandes entre 149 y 1260 ha (Figuras 2.13 y 2.14).

Capítulo 2 – Vegetación - 41

afectaron 10.820 ha (72,18%) en total en estos 47 años (Figura 2.13), variando entre media hectárea y 1826 ha. La mayoría de estos incendios ocurrieron entre septiembre y marzo, a excepción de siete eventos que ocurrieron durante el invierno, entre julio y agosto. Ocurrieron cada 1 a 3 años hasta el año 1997, y luego de este año su recurrencia disminuyó a entre 1 a 7 años (Figura 2.14). Si bien hubo focos de incendios naturales y antrópicos en casi toda la extensión del PNEP, se puede observar que en la zona norte los incendios tuvieron mayor tamaño que en la zona sur (Figura 2.13).

Por su parte, las quemas prescritas comenzaron a realizarse en 2003 (Figura 2.14), primero sólo para mantener cortafuegos. Este trabajo de prevención abarcó unas 285 ha, variando entre 15 a 113 ha, y sumándole las 1401 ha tratadas en el Plan Trianual de Quemas Prescritas (sin contar el escape del fuego que sucedió en 2015), este tipo de fuego representó el 11,25% del área total quemada. Se realizaron nueve intervenciones en total, siete de las cuales fueron a finales del invierno entre agosto y septiembre y dos fueron quemas muy puntuales a finales del verano en febrero y marzo.

Los incendios de causas no determinadas fueron escasos, sólo fueron ocho eventos, y quemaron unas 527 ha en total, 3,52% del total de la superficie afectada por fuego en estos 47 años (Figura 2.13).

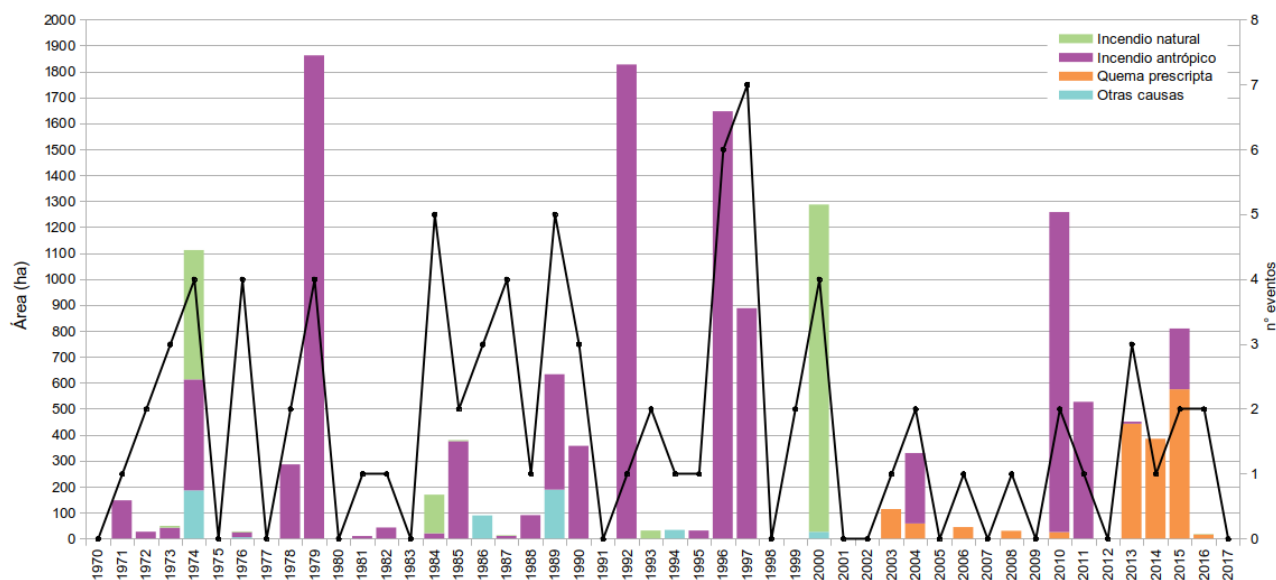


Figura 2.14. Área total afectada por fuego por año diferenciando por tipo de causa y número de eventos de fuego por año (línea negra) en el Parque Nacional El Palmar desde 1970 a 2017.

En cuanto al ordenamiento de los sitios en base a las variables que caracterizan al régimen de fuego, se observó que algunas fisonomías pudieron diferenciarse por su historia de fuego. Con los dos primeros ejes del ACP se pudo explicar el 80,15% de la variación de los datos (Figura 2.15). Valores altos en el eje 1 se asociaron a valores más grandes de suma de áreas quemadas, frecuencias de quemas altas, tiempos de requema cortos y pocos años desde el último fuego. Valores altos en el eje 2 se asociaron a un alto promedio de área quemada, y alta frecuencia de quema relativizada al tiempo entre el primer y último fuego pero un bajo tiempo promedio de requema (Figura 2.15).

Los pastizales y palmares-pastizales (colores verdes) se asociaron a valores altos del eje 1, es decir,

una suma de áreas quemadas grandes, frecuencias de quemas altas, tiempo de requema corto y pocos años desde el último fuego. Algunos chilcales y palmares-chilcales (colores naranjas) se solaparon con estos pastizales, pero el eje 2 permitió separar estos tipos de vegetación. Hay algunos chilcales y palmares chilcales que se asociaron, además, a valores bajos del eje 2, es decir, que se caracterizaron por bajo promedio de área quemada, baja frecuencia de quema entre el primer y último fuego y tiempo promedio de requema largo (Figura 2.15). Esta combinación de variables de los dos ejes podría describir eventos de fuego donde hubo muchos parches chicos y quizás alguno de gran tamaño, con varios eventos de fuego pero espaciados en el tiempo y que transcurrió poco tiempo desde el último fuego a la actualidad. Las zonas con canto rodado están asociadas a valores bajos del eje 1, es decir, áreas quemadas chicas, baja frecuencia de quema, tiempo largo de requema y muchos años desde el último fuego (Figura 2.15). La mayoría de las selvas y palmares con árboles (colores rojos) se asociaron a valores positivos del eje 2, es decir, a promedios grandes de áreas quemadas y con alta frecuencia de quema entre el primer y último fuego pero a su vez con largo tiempo de requema (Figura 2.15). Son sitios que si bien se quemaron varias veces, pasaron varios años entre fuegos. Hay otro grupo de sitios con selva y palmares con árboles que se ubicó cerca del centro del cruce de ejes, con lo cual no mostrarían asociación con ninguna de las variables analizadas (Figura 2.15). Los pajonales no mostraron un patrón claro (Figura 2.15).

Los pastizales y palmares-pastizales presentaron un promedio de área quemada de entre 784 y 992 ha, pero con los mayores valores de suma de área quemada, alcanzando las 3525 a 3719 ha (Tabla 2.4). Además, tuvieron valores de requema promedio cortos, de 5 a 6 años, las mayores frecuencia de quema, de 0,0739 a 0,0947 en 47 años (3,47 a 4,45 veces), y los menores valores promedio de años desde el último fuego, de 12 a 14 años (Tabla 2.4). Esto podría reflejar que donde en la actualidad se encuentran pastizales, hubo muchos eventos de fuegos de gran extensión y no ha pasado mucho tiempo desde el último evento. En cuanto a los chilcales y palmares-chilcales, presentaron menores áreas quemadas con respecto a las sabanas, tanto en el valor promedio como en la suma total (Tabla 2.4). Los arbustales se asociaron a valores promedio de 574 a 770 ha y sumas de 2048 a 3183 ha de áreas quemadas (Tabla 2.4). Además, tuvieron los mayores valores de requema promedio, alcanzando los 7 a 9 años, frecuencias de quemas de 0,0572 a 0,0870 en 47 años (2,69 a 4,09 veces) y valores más variados de tiempo desde el último fuego, de entre 11 a 18 años (Tabla 2.4). Entonces, esto podría reflejar que en donde en la actualidad encontramos arbustales, hubo la mitad de eventos de fuego que en las sabanas, que afectaron menores extensiones y tienen más tiempo sin fuego hasta la actualidad.

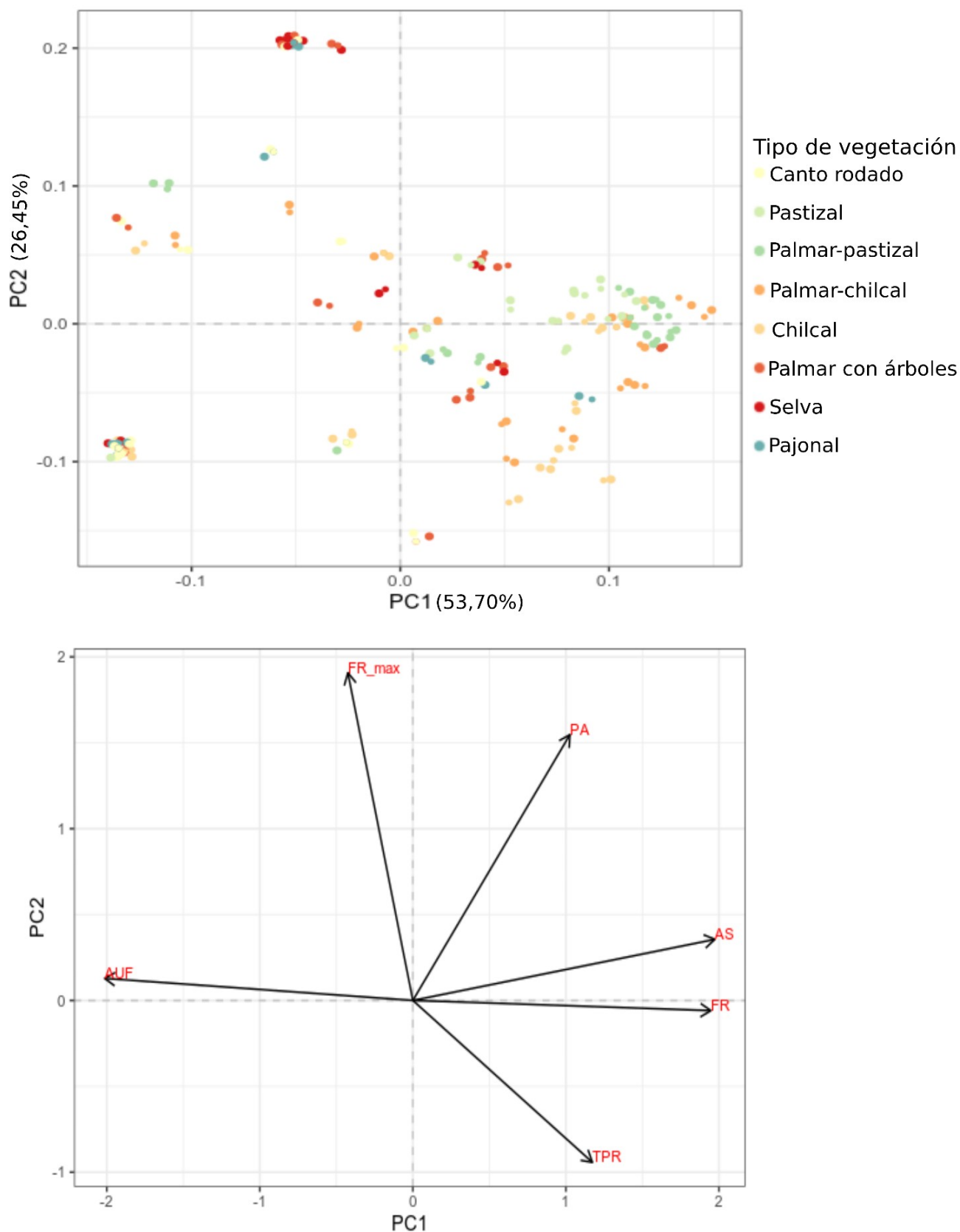


Figura 2.15. Ordenamiento de los 120 sitios según el tipo de vegetación en el Análisis de Componentes Principales (arriba) y la contribución de cada variable a los dos primeros ejes (abajo). PA: área promedio quemada, SA: suma total de las áreas quemadas, TPR: tiempo promedio de requema, FR: frecuencia relativa a 47 años, FR_max: frecuencia relativa al máximo tiempo entre fuegos, AUF: años desde el último fuego (AUF).

En cuanto a los ambientes más lignificados, se observó que si bien los palmares con árboles y las selvas tuvieron valores promedio de área quemada altos, la suma total de las áreas es menor a la de los arbustales y sabanas actuales (Tabla 2.4). Los palmares con árboles tuvieron un tiempo promedio de requema de unos 7 años, valores similares a los arbustales, pero con una menor frecuencia de quema de 1,97 veces en 47 años y mayor tiempo desde el último fuego, alcanzando unos 28 años (Tabla 2.4). En cuanto a las selvas, tuvieron los menores tiempo de requema, de 2,5 años en promedio, una muy baja frecuencia de quema, de 1,02 eventos en 47 años y 34 años en promedio desde el último fuego (Tabla 2.4). Los sitios que en la actualidad presentan mayor grado de lignificación podrían asociarse a una historia de fuegos donde pudieron haber fuegos de gran extensión (unas 1000 ha), pero ocurrieron 1 a 2 veces como máximo en 47 años y esos eventos ya pasaron hace más de 28 años.

Cabe remarcar los valores altos de desvío estándar para todas las variables, que reflejan una gran variabilidad entre los sitios de cada uno de los tipos de vegetación. Si bien las diferencias entre estas variables analizadas pueden no ser significativas, muestran una tendencia.

Tabla 2.4. Valores promedio y desvíos estándar de las variables descriptoras del régimen de fuego para cada uno de los tipos de vegetación actuales identificados a campo. Se especifica el número de puntos de referencia de cada uno de los tipos de vegetación (n).

Tipo de vegetación	Promedio de las áreas quemadas [hectáreas]	Suma de las áreas quemadas [hectáreas]	Tiempo promedio de requema [años]	Frecuencia de quema relativa a 47 años	Frecuencia de quema relativa al tiempo entre primer y último fuego	Años desde el último fuego	n
Pajonal	694.68 ± 721.49	1200.23 ± 1190.93	3.30 ± 5.93	0.0283 ± 0.0356	0.3492 ± 0.4561	32.20 ± 16.38	10
Canto Rodado	455.52 ± 631.98	696.23 ± 918.49	3.64 ± 7.29	0.0193 ± 0.0209	0.3433 ± 0.4427	37.50 ± 11.07	18
Pastizal	992.25 ± 374.12	3524.68 ± 1325.02	6.03 ± 2.34	0.0739 ± 0.0270	0.2179 ± 0.0832	14.13 ± 11.18	15
Palmar-Pastizal	783.96 ± 234.81	3719.20 ± 1952.38	5.36 ± 2.74	0.0947 ± 0.0387	0.3270 ± 0.2867	11.79 ± 14.97	14
Chilcal	574.07 ± 428.03	2048.45 ± 1742.74	9.19 ± 9.12	0.0572 ± 0.0392	0.1816 ± 0.2328	17.63 ± 18.15	19
Palmar-Chilcal	769.57 ± 236.19	3183.08 ± 1675.94	7.45 ± 5.27	0.0870 ± 0.0407	0.3077 ± 0.2788	11.24 ± 12.68	17
Palmar con árboles	987.17 ± 632.86	2042.29 ± 1494.29	7.61 ± 8.60	0.0420 ± 0.0333	0.3875 ± 0.4004	28.33 ± 12.77	15
Selva	1229.92 ± 787.35	1549.20 ± 1017.10	2.50 ± 5.25	0.0217 ± 0.0161	0.5640 ± 0.4690	34.50 ± 10.95	12

2.5. Discusión

En términos generales el fuego aplicado durante el Plan Trienal de Quemias Prescritas entre 2013 y 2015 quemó un 57% de la superficie planificada a tratar. De la superficie quemada, un 62% permaneció sin cambio, y el 38% restante presentó pequeños cambios netos a favor de la sabana o la deslignificación con respecto a la zona control. Además, la biomasa de la vegetación se recuperó rápidamente (entre 2 a 3 meses) luego de ser quemada y los distintos tipos de vegetación presentaron respuestas diferentes de recuperación post-fuego. Por último, el régimen histórico de fuego podría afectar el tipo de vegetación que observamos en la actualidad.

No encontramos suficiente evidencia para apoyar nuestra primera hipótesis. Las tres parcelas quemadas tuvieron cambios de cobertura distintos entre sí pero al analizarlas en conjunto, mostraron una tendencia de un aumento de superficie de sabana a medida que pasa el tiempo de recuperación post-fuego. Si bien los cambios en las coberturas fueron bajos, los bordes de cada parche de tipo de vegetación parecen haber sido más afectados por las quemas, logrando un cambio a favor de la sabana luego de tres a cuatro años desde el tratamiento. Al principio las chilcas rebrotan con fuerza, aumentando su productividad más que los pastizales (Figura 2.8), pero con los años habría una tendencia al reemplazo de arbustales por sabanas. En la parcela 1 (con 4 años de recuperación) se observó un aumento de un 24% de la cobertura de sabanas con respecto al control, mientras que en las parcelas 2 (con 3 años de recuperación), el aumento fue de un 18% con respecto al control y en la parcela 3 (con 2 años de recuperación) el porcentaje de cambio a sabana es similar al de la zona control (Tabla 2.3). En contraposición a nuestros resultados, Goveto (2005) y Policelli et al. (2019) detectaron un aumento significativo en la cobertura de gramíneas y herbáceas entre uno a dos años luego del fuego en el PNEP. El estrato arbustivo tuvo una respuesta contraria a lo observado por Policelli et al. (2019), que había detectado que la cobertura de arbustos luego de un año de realizada una quema prescrita había disminuído significativamente. Pero el aumento inicial de la cobertura de arbustos que encontramos concuerda en parte a lo observado por Goveto (2005) y Biganzoli et al. (2009), que registraron que los sitios recientemente quemados (entre uno y dos años) tenían mayor densidad de la especie de chilca *Baccharis dracunculifolia* en el PNEP, una de las especies dominantes del estrato arbustivo. La rápida recuperación luego del fuego de las especies de chilca más abundantes se debe a sus distintas estrategias frente al disturbio: rebrotan desde la base o se reestablecen por los frutos que se encuentran en el banco de semillas o en la producción de semillas de la floración posterior a la quema (Biganzoli et al., 2009; Galindez et al., 2013; Policelli et al., 2019). En particular, *Baccharis dracunculifolia* se reproduce por semillas dispersadas por el viento y su reclutamiento es especialmente abundante luego del fuego por la llegada de semillas desde las áreas no quemadas vecinas (Biganzoli et al., 2009; Galindez et al., 2013). En otros estudios donde se han aplicado una única quema prescrita en pastizales de otras regiones del mundo también se han obtenido respuestas diversas. En algunos la quema no produjo cambios significativos en la abundancia o cobertura de los distintos tipos de vegetación (Sawadogo et al., 2005), en otros se logró favorecer la dominancia de pastos y hierbas (Durigan et al., 2020; Guevara et al., 1999; McDonald & McPherson, 2011), pero en algunos casos se logró, además, una disminución de arbustos (Guevara et al., 1999; McDonald & McPherson, 2011) y en otros se observó un aumento en la biomasa de arbustos (Durigan et al., 2020). Estas respuestas dispares de los pastizales seguramente dependan de características edáficas, climáticas y la composición específica particular de cada lugar. La dificultad de hacer generalizaciones de las respuestas de los pastizales al fuego remarca la importancia del conocimiento de la respuesta de cada especie al fuego y de conocer cómo responden los pastizales y sabanas de nuestro país al fuego.

Por otro lado, las quemas parecen haber sido efectivas en retrasar el avance de las especies leñosas,

ya que en la zona control 40 ha aumentaron su grado de lignificación (Tabla 2.3), mientras que en las parcelas quemadas la lignificación afectó entre 0,6 a 3 ha solamente (Tabla 2.3). Como contraparte, en la parcela 3, el fuego permitió la apertura de 60 ha de palmares con árboles a arbustales (Tabla 2.3). El fuego parece afectar los bordes de los parches con monte, afectando a los árboles más jóvenes y matando a las semillas del banco del suelo, por lo que disminuiría el reclutamiento de la población de árboles. Este efecto de debilitamiento de los árboles se vio reflejado en una leve disminución en la productividad de este tipo de cobertura luego de la quema (Figura 2.8). Estos resultados concuerdan con lo encontrado por otros investigadores en el PNEP, donde observaron que los sitios que no se habían quemado desde la creación del parque tenían un mayor grado de lignificación que los sitios quemados (Rolhauser et al., 2007; Rolhauser & Batista 2014) y además, que el fuego puede matar las semillas de árboles presentes en el suelo (Menvielle, 2003). Este efecto de reducción o limitación de la densidad de árboles también ha sido encontrado en otros pastizales y sabanas del mundo (Bond, 2008; Duringan et al., 2020; Higgins et al., 2007; Russell-Smith et al., 2003). Igualmente, este efecto limitante sobre los árboles tendría un efecto a corto plazo, ya que la recuperación de su productividad luego de la quema fue de 3 meses (Figura 2.8) y sólo la parcela 3, con 2 años de recuperación post-fuego, mostró una disminución de la cobertura de árboles (Tabla 2.3). Ya a partir de los 3 años luego del fuego, la población de árboles recuperaría su cobertura pre-quema (Tabla 2.3).

Como contraparte, podemos analizar cuáles son las barreras a la dispersión del fuego durante las quemas. Tanto las áreas densamente arboladas como las recientemente quemadas pueden actuar como barreras. En la parcela 1, la selva que acompaña al arroyo Los Loros fue la zona que no se quemó y en menor medida palmares-chilcales y chilcales cercanos a la selva (Figura 2.3 y 2.5). En cambio, en la parcela 3, fueron los pastizales los ambientes menos afectados por el fuego (Figura 2.5). La zona donde se encuentra la parcela 3 tuvo frecuentes incendios naturales y antrópicos que la afectaron antes de hacer la quema en 2015 (1984, 1989, 1990, 1992, 1997, 2000, 2010), por lo que la carga de combustible fino pudo ser menor a la de las otras dos parcelas que se quemaron hace más tiempo y tuvieron menor frecuencia del disturbio, viéndose reflejado en que si bien los pastizales ocupan una gran extensión de esta parcela, sólo ha sido afectado por el fuego un 26% de su superficie durante la quema.

En cuanto a la segunda hipótesis, se pudo observar que la biomasa de los pastizales se recupera más rápidamente que los chilcales pero los palmares con árboles no tienen un gran cambio de biomasa (Figura 2.10). Esto último puede deberse principalmente a que el fuego no pudo ingresar en estos ambientes más densos y húmedos, que en general no presenta un sotobosque continuo por donde pueda propagarse el fuego, sobre todo si es de poca intensidad como fueron las quemas evaluadas en esta tesis. Esto también se vio reflejado en que la selva fue el tipo de vegetación menos afectada por el fuego en las tres parcelas tratadas (Figura 2.5). De todos modos, hay que tener en cuenta que la resolución espacial de las imágenes Landsat (30 metros) puede ser poco precisa a la hora de distinguir

los cambios en la vegetación en las bordes de los parches de vegetación ya que los efectos del fuego sobre los árboles (hojas chamuscadas, troncos quemados) fueron de unos escasos metros desde el borde al interior del parche (observación personal).

El chilcal fue el tipo de vegetación más afectado en cuanto a su biomasa en las tres quemas, presentando mayores descensos y luego un pico de productividad post-quema que supera al control e igualándose a este después de tres a ocho meses (Figura 2.10). Esto coincide en parte con los resultados encontrados por Policeli et al. (2019), donde observó que la cobertura de arbustos en las parcelas quemadas aumentaba entre los 2 a 7 meses luego del fuego y luego disminuía su cobertura. El aumento de abundancia de arbustos luego del fuego también fue descrito en pastizales del Cerrado brasileño, donde se observó que luego de ocho meses de una quema prescrita hubo un aumento en la abundancia de subarbustos (Durigan et al., 2020).

En general, el pastizal volvió a valores de biomasa similares al control luego de dos meses de la quema (Figura 2.10). La rápida recuperación de los pastizales concuerda con lo encontrado por Policelli et al. (2019) a escala local, que luego de dos meses de la aplicación del fuego prescripto describe que las gramíneas y herbáceas habían rebrotado con fuerza y que a los cuatro meses aumentaba significativamente su cobertura. Por su parte, las gramíneas mantenían valores de cobertura mayores o iguales al control en el tiempo post-disturbio (Policelli et al., 2019).

Conocer los tiempos de recuperación de la vegetación es útil a la hora de elegir imágenes satelitales que permitan distinguir matices del fenómeno a estudiar. Por ejemplo, para calcular el índice NBR es necesario que en la imagen post-fuego haya todavía rastros de la quema. En nuestro caso de estudio pudimos observar que el tiempo de recuperación de productividad de la vegetación es de dos meses desde la quema, por lo que sería necesario obtener imágenes que no superen ese tiempo desde la fecha del evento. Nosotras pudimos trabajar con imágenes dentro de esa ventana de tiempo para delimitar las áreas quemadas (Tabla 2.1), pero para la quema de 2015 tuvimos que utilizar una imagen Sentinel-2 con 34 días de retraso ya que hubo cobertura total de nubes en todas las imágenes Landsat-8 hasta diciembre de 2015. La rápida recuperación de las sabanas y pastizales deja en evidencia la utilidad de trabajar con imágenes con mayor resolución temporal que 16 días, como tiene la serie Landsat-8. Si bien las resoluciones espaciales y temporales de las imágenes Landsat nos permitieron responder nuestras preguntas, en fechas más recientes recomendaríamos trabajar con imágenes Sentinel-2 (resolución de 10 m de píxel y revisita cada 5 días).

Si bien no era un objetivo particular de esta tesis, la oportunidad de comparar el efecto de las quemas prescritas con el incendio natural es interesante. No se vieron diferencias en los tiempos de recuperación de la biomasa de la vegetación entre las quemas a finales del invierno (Figura 2.8) y el incendio de fin del verano de 2018 (Figura 2.9). En todos los casos el tiempo de recuperación de la biomasa de la vegetación a valores similares al control fue de 2 a 3 meses. Sería interesante poder analizar cómo cambia la respuesta según el tipo de vegetación, ya que quemas de mayor intensidad, como las que se dan durante el verano, podrían afectar con mayor severidad a los arbustos y árboles

(Knapp et al., 2009).

El fuego ha sido un disturbio que estuvo presente durante toda la historia del PNEP, haya sido deseado o no. El 69% de su superficie ha sido quemada por lo menos una vez (Figura 2.11), con ocurrencias de uno o más eventos de fuego casi todos los años desde la creación del parque (Figura 2.14).

Independientemente de la causa de origen, la mayoría de los incendios ocurrieron en su temporada natural, de septiembre a marzo y afectando áreas similares (antrópicos: 3 a 1820 ha, naturales: 2 a 1230 ha). Sin embargo, los fuegos antrópicos, sean accidentales o intencionales, han sido los más frecuentes y los que afectaron la mayor superficie total, por lo que han jugado un rol importante en la configuración del paisaje actual seguramente. De todos modos, es importante remarcar la importancia de poder controlar los efectos del fuego, sobre todo en este Parque Nacional que cuenta con poca superficie y está rodeado de establecimientos productivos que pueden perjudicarse si el fuego escapa del parque.

Además, a partir del inicio de la utilización de quemas prescritas en el 2003, la recurrencia de los incendios naturales y antrópicos disminuyó, pasando de ser casi anual a ser de 2 a 7 años para los de origen antrópico, y luego del incendio natural del 2000, volvió a ocurrir otro recién a los 18 años (Figura 2.14). Por lo que el uso de las quemas prescritas parece haber sido una herramienta útil para el manejo de la carga de combustible.

La relación entre la vegetación y el fuego no es unidireccional, más bien es una interacción (Agee, 1996; Bran et al., 2007; D'antonio & Vitousek 1992). El fuego provoca la disponibilidad de nuevos hábitats y nutrientes que permite que crezca cierto tipo de vegetación, que a su vez funciona como combustible para que se vuelva a quemar (Agee, 1996). Esta interrelación entre el fuego y la vegetación ha sido un importante modelador del paisaje del PNEP. Al analizar la historia de fuego en algunos sitios de referencia, observamos que los sitios que sufrieron mayor frecuencia de fuegos (~4 eventos/47 años) y de gran extensión (~800 ha) pero con tiempos de requemas cortos (5-6 años; Tabla 2.4), indistintamente de su origen, es donde actualmente se encuentran pastizales y palmares-pastizales (Figura 2.6, 2.12). Esto se vio reflejado en la zona noroeste del PNEP, donde han ocurrido fuegos de mayor extensión y más frecuentes y en la actualidad encontramos los pastizales de mayor superficie (Figuras 2.6, 2.12 y 2.13). Al mismo tiempo, estos pastizales han sido el combustible de los numerosos incendios que ocurrieron en esta zona, ya que el material fino que se acumula es un excelente combustible para que propague el fuego.

En ausencia de fuego o muy baja frecuencia de disturbio (< 2 eventos en 47 años) en la actualidad estos sitios se encuentran lignificados, siendo palmares con árboles o selvas. Estos resultados sugieren que no quemar o extinguir los fuegos favorecería el avance de los árboles hacia la sabana, como han concluido otros estudios hechos en el PNEP (Biganzoli, 2011; Galindez, 2008; Goveto, 2005;

Morandeira, 2009; Rolhauser et al., 2007). Una vez que los árboles se establecen, el sistema pierde capacidad pirogénica y el fuego ya no penetra, evitando justamente ser quemado (Bond, 2008).

Los sitios con similares frecuencias de quemas que los pastizales pero con tiempos de requema más largos (7-9 años) y que sufrieron quemas un poco más pequeñas (~600 ha; Tabla 2.4) es donde en la actualidad se encuentran chilcales y palmares-chilcales (Figura 2.6). Los arbustales no parecen tener una asociación tan clara con el régimen de fuegos. Galindez et al. (2009) también encontró que la frecuencia de los incendios no parece influir en las respuestas individuales al fuego de las chilcas (*B. dracunculifolia*, *A. buniifolium*, *B. pingraea*) pero sí encontró que el tiempo transcurrido desde el último incendio fue una característica importante del régimen de fuego que tuvo efecto sobre la respuesta de las especies. En el corto plazo (0-2 años luego del fuego) observamos un aumento de cobertura y productividad de los chilcales (Tabla 2.3; Figura 2.10), pero al mismo tiempo en los sitios con varios años sin fuego (20 años) también se observa una dominancia del estrato arbustivo (Biganzoli et al., 2009; Galindez et al., 2009). Este patrón también fue observado por Goveto (2005), que detectó una mayor abundancia de arbustos en sitios que hace más de 20 años que no se quemaban pero también una mayor abundancia de arbustos en sitios recientemente quemados. En trabajos en pastizales y sabanas en otras partes del mundo también observaron que en ausencia de fuego o con frecuencias altas de fuego se favorecen a los arbustos, pero con frecuencias intermedias de quema se favorecen los pastos y hierbas (Peterson & Reich, 2001; Tizon et al., 2010).

2.6. Consideraciones finales

Varios autores han remarcado la importancia de los fuegos estivales para evitar la lignificación de los pastizales con especies nativas del PNEP (Biganzoli, 2011; Galindez, 2008; Goveto, 2005; Morandeira, 2009; Rolhauser et al., 2007). El fuego, como herramienta de manejo, es utilizado bajo condiciones meteorológicas que permitan el control de su propagación. Estas condiciones de prescripción incluyen temperatura entre 20 y 25°C y humedad relativa entre 25 y 40% (Kunst & Rodríguez, 2003), que se dan sólo a fines del invierno y principios de la primavera. Pero estas condiciones son muy distintas a las que ocurren los fuegos naturales en el PNEP: temperaturas mínimas mayores a 22° C, humedades relativas mínimas por debajo del 25% y almacenajes de agua en el suelo menores a 40 mm, condiciones que se dan entre diciembre y febrero (Goveto, 2005). En los meses estivales, la temperatura es alta, la humedad relativa del aire es baja y hay déficit hídrico en el suelo, con lo que favorecen la combustibilidad de la biomasa disponible y determinan la estacionalidad en la ocurrencia de incendios (Goveto, 2005). De todos modos, todavía no queda claro si hay un efecto no deseado en cuanto a la conservación de los pastizales y sabanas cuando se elige quemar fuera de la temporada natural de incendios. Si bien una sola quema prescrita fuera de la temporada histórica de incendios es poco probable que tenga impactos perjudiciales importantes (Brockway et al., 2002;

Policelli et al., 2019), el efecto de múltiples quemas secuenciales fuera de temporada sigue sin comprenderse bien (Knapp et al., 2009). En algunos experimentos en pastizales se ha observado que la quema frecuente en esta ventana de tiempo estrecha de finales de invierno a principios de primavera puede que en realidad no reduzca o limite la invasión de plantas leñosas y puede reducir la diversidad de hierbas (Weir & Dereksca, 2017), y en cambio, la quema anual o trienal de pastizales durante el verano, en la temporada de tormentas, puede controlar eficazmente la altura especies leñosas y, por lo tanto, mantener abiertos los ambientes (Crowley et al., 2009). Habría que considerar que los tipos de vegetación en los que el fuego de alta severidad era la norma histórica pueden requerir quemas prescritas más calientes de lo que es común en la actualidad (Goveto, 2005; Knapp et al., 2009; Weir & Dereksca, 2017). Las quemas prescritas realizadas en condiciones climáticas benignas a fines del otoño, el invierno o la primavera probablemente consumen menos combustible y son menos intensas que los incendios históricos. Además, en el momento de muchas de estas quemas, los suelos generalmente están húmedos, y la penetración del calor en los suelos húmedos posiblemente sea insuficiente para activar la germinación de semillas duras estimuladas por el calor del fuego o para matar las semillas de plantas no deseadas del banco de semillas (Galíndez et al., 2009; Knapp et al., 2009). Entonces, la variación en el momento de las quemas prescritas o hacer un manejo mixto con quemas prescritas a finales del invierno y permitir fuegos naturales en épocas estivales, reduciría las probabilidades de selección de ciertas especies, ayudando a mantener la biodiversidad y el equilibrio de los pastizales (Knapp et al., 2009; Van Wilgen et al., 2004; Weir & Dereksca, 2017).

Nuestros resultados muestran que un sólo evento de fuego no tiene un efecto tan marcado en el corto plazo (4 años). Resultados similares fueron encontrados en las sabanas de pino de América del Norte, donde la reintroducción del fuego con una sola quema invernal de baja intensidad no logró que la vegetación volviera a su estado original (Abrahamson & Abrahamson, 1996). En un experimento realizado en pastizales de Estados Unidos concluyeron que el fuego puede ser una herramienta de gestión eficaz porque puede aumentar la cobertura pastos nativos y reducir la cobertura de arbustos, aunque estos resultados pueden ser de corta duración (McDonald & McPherson, 2011). Pero al mismo tiempo, el sistema del PNEP parece mostrar una tendencia positiva con respecto a la restauración de pastizales a largo plazo, sobre todo si se pueden repetir las quemas.

Nuestros resultados sugieren que podría haber una combinación de las distintas características del régimen de fuegos que favorecerían la permanencia y/o aumento de los pastizales, pero los efectos del fuego no serían inmediatos sino que se evidenciarían luego de unos años. Las quemas en promedio lograron quemar 57% de la superficie total planificada a tratar, y de esa área efectivamente quemada, sólo el 38% en promedio sufrió algún cambio de tipo de cobertura. Por eso, si se pretende tratar una parcela de 100 ha, se quemarían aproximadamente 60 ha, de las cuales sólo 23 ha tendrían algún cambio, de las cuales unas pocas hectáreas lograrían un cambio a favor de los pastizales luego de 3 a 4 años. Para favorecer los pastizales o sabanas, se necesitaría una frecuencia relativamente alta de incendios y con alta frecuencia de requema, pero en un principio aumentaría la cobertura de los

arbustos, para luego dar paso a los pastizales. En el caso de dejar sin quemar por más de 10 años, posiblemente se vuelva a beneficiar a los arbustos, por lo que una frecuencia intermedia (3-5 años) de quema sería lo ideal para restaurar el pastizal.

Por otro lado, hay fenómenos a gran escala que condicionan los regímenes de fuego debido a que provocan condiciones climáticas extremas (Goveto, 2005; Moritz, 2003). Es el caso del fenómeno “El Niño Southern Oscillation” (ENOS) que en su fase fría, denominada “La Niña”, está relacionada con condiciones de sequía en la Mesopotamia argentina que se reflejan en bajos valores de almacenaje de agua en el suelo (Spescha & Forte Lay, 2002). En el Parque Nacional El Palmar, como ya había marcado Goveto (2005), los incendios de más de 500 hectáreas coincidieron con la fase “La Niña”, ocurridos en 1974, entre enero de 1996 y marzo de 1997 y los ocurridos en diciembre de 1999 y enero de 2000, al igual que el incendio de marzo de 2018 donde se manifestaron condiciones de Niña débil a principios del año (<https://ggweather.com/enso/oni.htm>). Por eso, sería importante evitar períodos Niña previos o durante las quemas, ya que la coincidencia de una fuente de ignición con condiciones meteorológicas de incendio severas es un factor determinante para que un incendio se vuelva grande o descontrolado (Keeley & Fotheringham, 2001).

Por último, cabe mencionar que las parcelas tratadas tenían muy bajo grado de invasión de especies exóticas leñosas, al igual que describieron Policelli et al. (2019) y Ruiz Selmo et al. (2007). Por lo que no se pueden sacar conclusiones del efecto del fuego sobre la invasión de plantas exóticas, ya que el fuego directamente no penetra en esos ambientes cerrados (crataegus o ligustales).

En términos generales la utilización de imágenes satelitales ha sido útil para estudiar cambios de vegetación en el pasado y para poder reconstruir la historia de fuego del PNEP, aunque el error de las clasificaciones para algunos tipos de vegetación dificulta sacar conclusiones con precisión (Tabla 1-Anexo). En un futuro sería interesante utilizar imágenes Sentinel-2, que tienen mejor resolución espacial que las imágenes Landsat-8 (10 m vs 30 m) para realizar clasificaciones de vegetación, ya que en el PNEP los cambios de tipo de vegetación se dan a escalas de unas pocas decenas de metros. Además, las imágenes Sentinel-2 cuentan con bandas entre el rojo y el infrarrojo cercano, que podrían ser útiles para distinguir entre pastizales y chilcales.

Los resultados de este estudio hacen referencia a una única aplicación de fuego controlado poco intenso realizado a fin del invierno y a sus efectos en el corto plazo (hasta 4 años), y habría que tener cautela en extrapolar estos resultados a incendios que ocurran bajo condiciones extremas o en otros lugares con mayor frecuencia de fuego o a procesos con otras escalas de tiempo más grandes o más chicas.

CAPÍTULO 3

RESPUESTA DE LA FAUNA AL FUEGO

3.1. Introducción

El hábitat es un área con una combinación de recursos (como comida, cobertura, agua) y condiciones ambientales (temperatura, precipitación, presencia o ausencia de depredadores y competidores) que promueve la ocupación por parte de individuos de una especie (o población) dada y permite que esos individuos puedan sobrevivir y reproducirse (Hall et al., 1997; Morrison et al., 2006b). Si bien el hábitat involucra más factores que simplemente el tipo de vegetación (Hall et al., 1997), este juega un papel central en la determinación de la distribución y abundancia de animales (Morrison et al., 2006a). A su vez, los animales pueden influir en las plantas con sus actividades, como el pisoteo, el consumo de hojas y semillas y la dispersión de semillas por la defecación (Morrison et al., 2006a).

Cada especie percibe el hábitat de manera distinta, por lo que la combinación de recursos y condiciones óptimos depende de la especie en estudio (Senft et al., 1987). La selección de hábitat ocurre cuando los individuos de una especie usan u ocupan los hábitats disponibles de una manera no aleatoria (Garshelis, 2000; Morrison et al., 2006b). La disponibilidad de recursos es un factor importante en la selección de hábitat de la fauna y suele medirse en cuanto a su abundancia en el ambiente, usualmente en términos de área (Garshelis, 2000). Es importante tener en cuenta la escala de análisis, ya que los procesos de selección de hábitat por parte de la fauna varían dependiendo del nivel que estemos analizando (Wiens, 1989). A escala local, las especies seleccionan los hábitats de acuerdo con las demandas nutricionales, la calidad del forraje, los sitios que proporcionen lugar de descanso y menor riesgo de depredación (Bowyer et al., 1998; Roguet et al., 1998; Schaefer & Messier, 1995). Además, la selección del hábitat puede verse influenciada por características asociadas con la estructura del paisaje, como la composición y estructura florística, las fuentes de agua, la topografía y las construcciones de origen antrópico (Roguet et al., 1998; Senft et al., 1987). La detección de atributos clave del hábitat sobre la base de estudios de selección o uso de hábitat tiene un valor particular para los objetivos de conservación en condiciones prístinas o casi prístinas (Frid, 1994). Todos esos lugares que un animal visita diariamente para realizar sus actividades normales de búsqueda de alimentos, descanso, apareamiento o cuidado de crías, es su área de acción (o *home-range* en inglés; Burt, 1943; Powell & Mitchell, 2012). Estas áreas suelen diferir entre especies y también entre individuos de una misma especie e incluso dentro de individuos a lo largo del tiempo (Powell & Mitchell, 2012). Por lo que se suele informar un área promedio de varios individuos de una misma especie para caracterizar su área de acción. Determinar el uso del espacio de un animal

proporciona una idea de por qué el animal va a donde va, qué lugares son más importantes para él y por qué, y qué aspectos de la vida del animal se verían más afectados por los cambios en su entorno (Powell & Mitchell, 2012).

La estructura de la vegetación es un determinante clave de la diversidad animal y la lignificación de los ambientes produce un marcado aumento en la estructura vertical y horizontal de la vegetación (Archer et al., 2017). En las primeras etapas de la invasión de pastizales, cuando la cobertura de plantas leñosas es relativamente baja, aumenta la estructura vertical en la comunidad vegetal aumentando la diversidad de nichos disponibles para los animales (Tews et al., 2004). La riqueza y diversidad general de estas áreas aumentan a medida que las especies de animales asociadas a los arbustos se unen a la comunidad existente de especies asociadas a los pastizales (Tews et al., 2004). Sin embargo, a medida que la cobertura de arbustos continúa aumentando, reduce la cantidad o calidad del hábitat de las especies de fauna asociadas al ambiente original, por lo que su abundancia también disminuye (Archer et al., 2017; Tews et al., 2004). Es por esto que la pérdida de pastizales a nivel global por la arbustificación, es una de las causas de la notable disminución de la abundancia y distribución de muchos organismos que habitan estos ecosistemas (Rosenberg et al., 2019; Woinarsky et al., 2011). La pérdida de diversidad en pastizales ha sido ampliamente documentada para las aves (Block & Morrison, 2010; Coppedge et al., 2001; Cunningham & Johnson, 2006; Winter et al., 2006), pero también se ha observado para mamíferos (Blaum et al., 2007; Krogh et al., 2002) y reptiles (Mendelson & Jennings, 1992; Pike et al., 2011). Las respuestas de los animales a la lignificación de los pastizales varían según la comunidad vegetal y la región geográfica, pero en última instancia, las respuestas dependen de las características de la especie (Blaum et al., 2009).

Las quemas prescritas se utilizan para manejar los ecosistemas invadidos con leñosas y controlar la carga de combustibles con el fin de evitar el descontrol de fuegos accidentales o naturales, pero el efecto de estas quemas sobre la fauna tiene muchas aristas (Driscoll et al., 2010; Haslem et al., 2011; Ordano et al., 2008). La fauna silvestre se ve afectada por el fuego de dos formas principales: mortalidad directa y cambios indirectos a través de la alteración de su hábitat (Haslem et al., 2011; Kelly et al., 2010; Knapp et al., 2009; Silveira et al., 1999). Los animales tienen una gran ventaja sobre las plantas, ya que son móviles y de este modo evitan los efectos directos del fuego en la mayoría de los casos (Frost & Robertson, 1984). Es raro encontrar a animales con gran capacidad de movilidad muertos por el fuego, a menos que el incendio sea de gran intensidad (Silveira et al., 1999). De hecho, en ambientes donde el fuego ha sido históricamente un disturbio frecuente, hay escasa evidencia de que incendios que ocurren dentro del rango de intensidades históricas causen mortalidad directa de los animales (Kramer et al., 2021; Lyon et al., 2000; Russell et al., 1999). En los pastizales y sabanas, la vegetación se compone principalmente de combustibles finos que se queman rápidamente y que producen llamas bajas; esto hace que el calentamiento sea relativamente transitorio y permite que la mayoría de los animales escapen más fácilmente del fuego (Vogl, 1979). Por eso, los estudios del efecto del fuego sobre la fauna suelen orientarse a evaluar los efectos sobre la vegetación como la

disponibilidad de alimento y refugio (Chia et al., 2016; Haslem et al., 2011; Lashley et al., 2015). Como los efectos del fuego sobre la fauna varían según la especie estudiada (Chia et al., 2016; Griffiths & Brook, 2014; Haslem et al., 2011), es importante conocer la biología de las especies que conviven en el ambiente manejado con fuego y tener en cuenta que el efecto puede ser distinto según la época del año y los requerimientos de hábitat que tenga cada especie (Lashley et al., 2015). Las especies con requerimientos de hábitat más específicos pueden ser más afectadas por el fuego que las especies más generalistas, por lo menos en el corto plazo (Kelly et al., 2010; Ordano et al., 2008). Además, los efectos del fuego pueden variar según su origen, ya que en algunos ecosistemas los efectos de los incendios naturales pueden ser distintos a los producidos por las quemas prescritas (Brockway et al., 2002) mientras que en otros ecosistemas no se reportan diferencias significativas (Haslem et al., 2011). Por otro lado, muchas de las interacciones entre los animales y el fuego involucran el aprovechamiento de las condiciones durante los incendios o el uso del ambiente que se genera post-fuego. En particular, las aves insectívoras son atraídas al fuego, donde atrapan insectos que escapan o mueren durante el disturbio (Frost & Robertson, 1984), aves rapaces que aprovechan el escape de pequeños animales para cazarlos (Bonta et al., 2017) o como algunas especies que prefieren armar sus nidos en suelos quemados (Frost & Robertson, 1984).

En el caso particular del Parque Nacional El Palmar (PNEP), el avance de leñosas sobre las sabanas ha ocasionado un cambio en su fisonomía que también podría afectar a las especies de fauna asociadas a este ecosistema. A partir del 2013 comenzaron a aplicarse quemas prescritas en parcelas de entre 600-900 ha con el fin de restaurar el disturbio natural del fuego y frenar el avance de los arbustos. Hasta la fecha no se han hecho estudios de evaluación del impacto del Plan de Quemias Prescritas sobre la fauna, existiendo un único trabajo sobre pequeños mamíferos realizado por Maconi y Kravetz (1986). Ellos estudiaron específicamente la relación de la comunidad de roedores relacionados con distintas historias de fuego, concluyendo que la exclusión del fuego empobrece la diversidad de hábitats y las comunidades de roedores asociadas. Otros autores también sugirieron que la exclusión del fuego podría ser un factor importante en la pérdida de hábitat para las especies que utilizan los pastizales (García Erize & Gómez Villafañe, 2016; Thornton, 2020).

Entre las especies más conspicuas que habitan los pastizales y sabanas del PNEP podemos encontrar las aves ratites como el ñandú *Rhea americana* y el inambú común *Nothura maculosa*, y a los mamíferos nativos como el carpincho *Hydrochaeris hydrochaeris*, la corzuela parda *Mazama guazoubira*, el zorro de monte *Cerdocyon thous*, el zorro gris *Lycalopex gymnocercus*, el gato montés *Leopardus geoffroyi*, el yaguarundí *Herpailurus yagouaroundi*, la comadreja overa *Didelphis albiventris*, la comadreja colorada *Lutreolina crassicaudata*, el zorrino común *Conepatus chinga*, el hurón menor *Galictis cuja*, el aguará popé *Procyon cancrivorus*, la vizcacha *Lagostomus maximus*, el tuco tuco *Ctenomys rionegrenses*, la mulita *Dasyopus hybridus*, el gualacate o tatú peludo *Euphractus sexcinctus*. La mayoría de estas especies son generalistas en cuanto al hábitat y toleran las modificaciones en el ambiente producto de actividades humanas, como los cultivos, la ganadería y la

creación de caminos, entre otros (Parera, 2018). A continuación se describen las especies más conspicuas que se encuentran en el PNEP.

3.1.1. Descripción de especies presentes en el PNEP

El ñandú es una de las aves nativas más grandes de América del Sur, llegando los machos a superar los 1,5 metros de alto y pesando hasta 40 kg (Reboreda & Fernández, 2005). Los hábitats óptimos para esta especie son los pastizales, aunque puede vivir y criar en ambientes modificados por el hombre como los agroecosistemas (Bellis et al., 2008; BirdLife International, 2022; Martella & Navarro, 2006). Se trata de una especie omnívora, que se alimenta de hojas, flores y frutos pero que también consume artrópodos, pequeños mamíferos, serpientes e incluso, ocasionalmente, pequeños peces (Comparatore & Yagueddú, 2007; Martella & Navarro, 2006; Olmedo Masat et al., 2011; Pereira et al., 2003). En lo que respecta a su dieta herbívora, sus características morfofisiológicas condicionan un consumo preferencial de especies con porcentajes bajos de celulosa y altos en contenido celulares, tales como las malezas (Bernad, 2012). Durante la época no reproductiva (mayo a agosto) tienen un comportamiento gregario, formando grupos de 2-3 animales hasta bandadas de 46 individuos (Bruning, 1974; Reboreda & Fernández, 1997). La época de puesta de huevos de esta especie empieza en septiembre y se extiende hasta noviembre (Reboreda & Fernández, 2005). El macho dominante construye un nido y copula con las hembras de su harén, las que ponen sus huevos en forma comunal a intervalos de dos o tres días. El número de huevos en el nido puede variar entre 20 y 50 huevos (Muñiz, 1885; Bruning, 1974). La incubación comienza a los pocos días de haber sido puesto el primer huevo y se extiende por 36-37 días. A pesar de las diferencias temporales que existen en la puesta de huevos, la eclosión de éstos es sincrónica (Bruning, 1974). *R. americana* está clasificada como especie casi amenazada ya que su población ha disminuido a un ritmo que se acerca al umbral de clasificación como Vulnerable (BirdLife International, 2022). Las principales causas de su declinamiento son la destrucción y fragmentación de su hábitat, caza indiscriminada y robo de sus huevos (Martella & Navarro, 2006). En Argentina, las poblaciones silvestres de ñandúes están restringidas a algunas áreas protegidas y campos ganaderos extensivos, en muchos casos protegidas por sus dueños (Herrera et al., 2004). Los tamaños de grupo de ñandúes en época no reproductiva pueden alcanzar los 70 individuos (Juan et al., 2013), pero en el PNEP la población de ñandúes viene declinando y los grupos encontrados fueron de hasta 6-11 individuos (García Erize & Gómez Villafañe, 2016; Thornton, 2020). Dentro del PNEP el ñandú registró un descenso de su población en los últimos años (APN, 2015). La conservación de pastizales saludables se espera que pueda favorecer a mantener y establecer la especie en el PNEP (APN, 2015). En un estudio reciente realizado en el parque se observó que los lugares incendiados fueron utilizados por los ñandúes para caminar, alimentarse, descansar y reproducirse (Thornton, 2020).

El carpincho es el mayor roedor viviente. Habita la interfase de ambientes acuáticos y terrestres, desde praderas hasta bosques densos (Parera, 2018). Rara vez se alejan de los cuerpos de agua, que utilizan para alimentarse, aparearse, termorregular y escapar de los depredadores, mientras que las tierras altas las utilizan para descansar y alimentarse (Alho et al., 1989; Corriale et al., 2013; Herrera & Macdonald, 1989). Sus mayores densidades ocurren en las orillas de cuerpos de agua lénticos con vegetación abierta, aunque también poseen gran capacidad de colonizar nuevos ambientes generados por el ser humano, como diques o canales de agua (Parera, 2018). Su alimentación es herbívora y folívora, consume gramíneas y ciperáceas de las orillas de los cuerpos de agua, como también plantas acuáticas y algunas latifoliadas (Parera, 2018). Es una especie gregaria, formando grupos de 2 a 30 individuos (Bolkovic et al., 2019). El período de reproducción del carpincho abarca principalmente la primavera y el verano, pero puede prolongarse durante todo el año (Bolkovic et al., 2019; Parera, 2018).

La corzuela parda es un ciervo de mediano porte (65-70 cm de alzada) con amplia distribución en sudamérica (Juliá et al., 2019; Parera, 2018). Habita bosques, arbustales y pastizales, siempre con presencia de árboles y cercanos a cuerpos de agua, aunque evita selvas húmedas (Juliá et al., 2019; Parera, 2018). Es una especie tolerante a las modificaciones del ambiente, que puede sobrevivir en áreas degradadas y cultivadas (Parera, 2018). Si bien se refugian en la vegetación más densa, suelen salir a claros y pastizales para alimentarse. Se alimentan de hojas, brotes y frutos (Parera, 2018). La corzuela parda es solitaria y esquiva, los machos son territoriales y las hembras son más tolerantes, aunque cuentan con pequeñas áreas de exclusividad (Parera, 2018). La reproducción puede ser estacional u ocurrir en todo el año. La gestación dura unos 7 meses, pariendo una cría por vez (Juliá et al., 2019). El avance de la deforestación, la fragmentación del paisaje y el incremento de las plantaciones comerciales de pinos están produciendo un desplazamiento de la especie hacia el norte de Misiones, donde entra en simpatría con sus congéneres más selváticos (*M. americana* y *M. nana*; Juliá et al., 2019).

El zorro de monte y el zorro gris son los dos cánidos presentes en el PNEP. El zorro de monte habita bosques y matorrales, aunque también se lo encuentra en sabanas, pastizales y pajonales palustres (Cirignoli et al., 2019; Parera, 2018). Tienen una dieta amplia y oportunista, siendo sus principales presas las aves, insectos, peces, pequeños mamíferos, cangrejos, huevos de aves y reptiles y también consumen frutos y vegetación (Parera, 2018). Esta especie forma parejas estables. Tienen de dos a tres crías, generalmente entre enero y marzo, pero pueden reproducirse durante todo el año, sobretodo cuando hay abundantes recursos pueden tener dos camadas por año (Cirignoli et al., 2019; Parera, 2018). Las hembras utilizan cuevas o camas al reparo de vegetación densa para parir (Parera, 2018).

Por su parte, el zorro gris habita ambientes abiertos, evitando los bosques y selvas espesas, que normalmente están ocupadas por sus parientes, como el zorro de monte en el norte del país (Parera, 2018). Es típico en estepas, praderas y sabanas, tolerando un amplio rango de condiciones climáticas, y la completa ausencia de agua. Está muy adaptado a los ambientes modificados por la presencia

humana, y son frecuentes en agroecosistemas y áreas suburbanas (Parera, 2018). Su dieta es amplia y oportunista, incluyendo vegetales (hojas y frutos), pequeños invertebrados y vertebrados pequeños (roedores, cuises, aves, etc.; Parera, 2018). Aprovecha recursos circunstanciales como la carroña, huevos de aves y placenta de mamíferos mayores (Parera, 2018). Es solitario, aunque suele compartir su territorio con su pareja reproductiva (Luengos Vidal et al., 2019; Parera, 2018). La época de preñez va desde fines de agosto a mediados de noviembre (Crespo, 1971). El tamaño de camada es de 2 a 4 crías (Sassola, 2016) y suelen tener cuidado biparental de los cachorros (Hausse 1949; Sassola 2016). La hembra utiliza una madriguera subterránea para parir, que puede ser ajena (típicamente de armadillos, zorrinos y vizcachas) o cavada por los adultos (Parera, 2018).

Los felinos presentes en el PNEP son el gato montés y el yaguarundí. El gato montés es el más común y ampliamente distribuido de los gatos silvestres de Sudamérica (Parera, 2018). Habita desde selvas hasta desiertos, aunque es más frecuente en sabanas y montes xerófilos. Además, es tolerante a la modificación y degradación del hábitat, ya sea por la actividad agropecuaria o la urbanización (Pereira et al., 2019). Su dieta es carnívora y entre sus presas se destacan los pequeños mamíferos, las liebres y varias especies de aves, en particular las de hábito terrestres, como las perdices y martinetas, y las acuáticas, como patos y gallaretas (Parera, 2018; Pereira et al., 2019). Son solitarios y territoriales, los machos tienen territorios exclusivos, aunque pueden superponerlos parcialmente con hembras. Las hembras tienen un único celo al año, y en estos períodos suele encontrarse en compañía de machos. Tienen entre 1 a 4 crías y buscan parir en troncos huecos o al reparo natural. Los nacimientos suelen concentrarse entre los meses de diciembre y mayo (Parera, 2018).

En cuanto al yaguarundí, habita tanto zonas abiertas (sabanas, pajonales de inundación, arbustales) como boscosas, preferentemente cercanas al agua, aunque es una especie plástica que se adapta a ambientes antropizados (Parera 2018, Bisceglia e al., 2019). Se alimenta principalmente de pequeños mamíferos (roedores, lagomorfos y pequeños marsupiales), aves, reptiles y peces (Parera, 2018). Aunque normalmente es solitario, se lo puede encontrar en parejas. En zonas tropicales, las hembras dan a luz a lo largo de todo el año y tienen camadas de 1 a 4 cachorros (Parera, 2018). Las crías suelen refugiarse en cavidades de troncos, nidos de pasto y matorrales (Bisceglia e al., 2019).

Las especies exóticas presentes en el PNEP fueron introducidas en la región con fines cinegéticos y luego colonizaron el área protegida (APN, 2015). El ciervo axis *Axis axis* es originario de la India, Nepal y Bangladesh (Mishra, 1982; Navas, 1987). En 1930 fue liberado en una estancia en Uruguay y habría cruzado el río Uruguay alrededor de 1988 e ingresado al PNEP (APN, 2015; Muzzachiodi, 2007). En su área de distribución nativa, habitan interfaces de bosques y pastizales, siendo los hábitats óptimos los bosques caducifolios húmedos y secos, especialmente si cuentan con pastizales o matorrales espinosos adyacentes, pero son altamente adaptables a una amplia gama de hábitats y condiciones cambiantes, incluidos los entornos suburbanos (Duckworth et al., 2015). Los ciervos axis suelen beber agua con regularidad con lo que su presencia se restringe a zonas con provisión asegurada de agua (Duckworth

et al., 2015). Son herbívoros generalistas que también ramonean hojas, tallos, frutas, semillas, flores y cortezas cuando los alimentos preferidos son escasos o durante las sequías (Elliott & Barrett 1985; Tellarini et al., 2019). El ciervo axis suele formar grandes manadas con densidades promedio de 3-50 individuos por km² y suelen mantener zonas habituales (Duckworth et al., 2015; Tellarini et al., 2019). Los impactos negativos del ciervo axis en el PNEP son prácticamente desconocidos (Sobral Zotta, 2016), aunque se ha observado el descortezado de árboles por el roce de la cornamenta de los machos, lo que podría provocar infecciones en dichos árboles (Côté et al., 2004), y podría competir por el hábitat con el ciervo nativo, la corzuela parda (*Mazama gouazoubira*; Juliá et al., 2019) y/o transmitir enfermedades a la fauna nativa (Calfayan et al., 2019). En la provincia de Corrientes se han observado comportamientos agresivos entre individuos de corzuela parda y de ciervos axis (Juliá et al., 2019). En la India, se ha documentado que suelen usar pastizales recientemente quemados, ya que se ven atraídos por el rebrote (Raman, 2015).

Por su parte, el jabalí *Sus scrofa* es originario de Eurasia y noroeste de África. Fue introducido en la Argentina en 1906 para hacer cotos de caza y de estos dos focos se dispersó el jabalí por el centro y sur del país (Navas, 1987). En Entre Ríos fue introducido en la década de 1950 y uno de los primeros registros para el PNEP es de 1976 (APN, 2015; Crespo, 1982). Dentro de su rango de distribución nativa, el jabalí es una especie típica de bosque pero cuenta con una gran plasticidad ecológica que le confiere la capacidad para colonizar nuevos hábitats como matorrales, pastizales, marismas, pantanos y hasta periferias urbanas (Rosell et al., 2001, Long, 2003). En Argentina se lo ha descrito usando preferentemente bosques húmedos con sotobosque denso en los Andes patagónicos (Schiaffini & Vila, 2012) y también montes de algarrobo y arbustales en la ecorregión de Monte (Cuevas et al., 2010). En particular, en el PNEP el jabalí se asocia a ambientes de bosques invadidos con leñosas exóticas y también a pastizales (Ballari, 2014). El jabalí es omnívoro y come hojas, raíces, tubérculos, gusanos, lauchas, huevos de aves y hasta carroña; invade los sembrados de maíz, trigo y otros cultivos y llega hasta a atacar a otros animales (Ballari et al., 2015; Navas, 1987). El jabalí es considerada una de las 100 peores exóticas invasoras del mundo (Lowe et al., 2004). Para el PNEP uno de los daños observados más importantes del jabalí es la predación de renovales con hoja dividida y semillas de yatay (Ballari, 2014; Lunazzi, 2009). También se detectó la predación de nidos de ñandú *R. americana*, por observaciones fortuitas y con un experimento de nidos artificiales en 2009, donde se documentó la predación de huevos por parte del jabalí, armadillos y zorros (Ballari, 2014). Otros daños ocasionados por la especie son: la remoción de suelos por hozadas, la dispersión de vegetales exóticos invasores (crataegus, paraíso, acacia negra, durazno, etc.) y que resulta un potencial transmisor de enfermedades a fauna nativa (Venturiello et al., 2007). Además, los cazadores furtivos que buscan jabalíes cazan especies nativas si tienen oportunidad (APN, 2015).

Al no existir depredadores naturales de ambas especies exóticas en el PNEP y sus alrededores, la mortalidad es debida principalmente a las actividades de control ejecutadas por el humano. Para controlar la creciente expansión de mamíferos exóticos y reducir sus impactos, el PNEP implementó

varias medidas de manejo para las especies *A. axis* y *S. scrofa*. Se inició con la caza controlada de animales exóticos de manera no regulada, en 1983 para el jabalí, y en 1996 para el ciervo axis. Este manejo lo llevaban a cabo los guardaparques utilizando vehículos con reflector y fusil y, en menor medida, caza a caballo con perros y a cuchillo (APN, 2015; Ballari, 2014). Sin embargo, luego de unos años esta metodología fue interrumpida debido a los efectos indeseables que producía sobre la fauna silvestre autóctona, como ahuyentamiento y predación (APN, 2015). En el año 2005 se aprobó el Plan de Control de Mamíferos Exóticos Invasores (PCMEI) y comenzó a implementarse al año siguiente hasta la actualidad. Este plan incluye la participación de cazadores locales y consiste en la caza desde apostaderos (plataformas en altura) con armas de fuego, colocando cebaderos con maíz remojado unos días previos a la noche de caza para que los animales se acostumbren a comer ahí (APN, 2015). Las jornadas de caza se realizan por lo menos una vez por semana y toda la carne que dejan los cazadores se dona a comedores comunitarios o comedores escolares (APN, 2015). Luego de 10 años de la aplicación estas medidas de control, se encontró que el PCMEI ha sido eficiente en controlar la población del jabalí, que ha llegado a estabilizarse en valores bajos de abundancia, pero no así con el ciervo axis, que registró un incremento de su población con los años (Gürtler et al., 2017).

Hay otras dos especies exóticas que se han registrado en el PNEP pero con muy baja frecuencia: el antílope negro y la liebre europea. El antílope negro *Antelope cervicapra* es originario de la India (Navas, 1987) y cuenta con registros en el PNEP desde 1983, siempre señalado como de presencia ocasional con pocos datos (APN, 2015). La liebre común o europea *Lepus europaeus* originaria de Europa, Asia y sur de África, fue introducida en la Argentina por primera vez en 1888 en algunas localidades del centro y desde allí se diseminaron por casi todo el país (Navas, 1987). Dentro del PNEP fue detectada desde 1976 (Crespo, 1982) con muy pocos ejemplares esporádicos y aislados (APN, 2015). Se desconocen los impactos de esta especie en el PNEP y en los últimos años se ha registrado sólo en ambientes antrópicos (APN, 2015). Estas especies no están siendo controladas ni monitoreadas dentro del PNEP.

Hasta el momento no se han hecho estudios del efecto de las quemas prescritas sobre la fauna del PNEP, por lo que sería de gran interés conocer cómo responden las especies de mediano y gran porte a la aplicación de estas medidas de manejo. Por otra parte, como contamos en el capítulo anterior, ocurrió un incendio en marzo de 2018, dándonos la oportunidad de evaluar además si hubo un cambio en el uso de hábitat de las especies asociado a este disturbio.

3.1.2. Objetivos específicos

- Evaluar el uso de las áreas quemadas y no quemadas del Parque Nacional El Palmar por parte de fauna nativa en el mediano plazo (entre 2 a 6 años) luego de la aplicación de quemas prescritas.

- Evaluar el uso de las áreas quemadas y no quemadas del Parque Nacional El Palmar por parte de la fauna exótica en el mediano plazo (entre 2 a 6 años) luego de la aplicación de quemas prescriptas.
- Evaluar el efecto de un incendio natural sobre el uso de hábitat de la fauna del Parque Nacional El Palmar en el corto plazo (entre 2 a 12 meses).

3.1.3. Hipótesis y predicciones

H1: En el mediano plazo (2-6 años) luego de las quemas, los cambios en la fisonomía de vegetación a favor de los pastizales favorecen a la fauna nativa del Parque Nacional El Palmar.

P1: La detección de heces y huellas perteneciente a la fauna nativa, será mayor en los sitios que fueron quemados en comparación a los sitios no quemados.

H2: En el mediano plazo (2-6 años) luego de las quemas, la limitación del avance de las leñosas sobre el pastizal perjudica a la fauna exótica del Parque Nacional El Palmar.

P2: La detección de heces y huellas pertenecientes a la fauna exótica será menor en los sitios quemados en comparación con los sitios no quemados.

3.2. Metodología

3.2.1. Relevamiento de datos a campo

Del 19 al 21 de diciembre de 2016 se realizó un muestreo previo recorriendo caminos y cortafuegos del PNEP en busca de posibles senderos que nos permitieran ubicar y acceder a puntos de muestreo en los distintos ambientes. En base a esas recorridas y con el complemento del mapa de vegetación propuesto por Ruiz Selmo et al. (2007) e imágenes satelitales de Google Earth más actualizadas, se determinaron 54 sitios de muestreo en total, ubicadas en seis tipos de fisonomías de la vegetación predominantes (canto rodado, pastizales, palmares-pastizales, chilcales, palmares-chilcales y palmar con árboles; ver sección 1.4 y Tabla 2.2) y abarcando tanto zonas quemadas durante el PTQP como no quemadas durante ese período (Figura 3.1). Los ambientes pajonal y selva no fueron relevados, debido a que ambos no se incluyen en el plan de quemas por estar en zonas inundables y son poco accesibles. Los sitios estuvieron separados con una distancia mínima de 500 metros, en el caso de que sean el mismo tipo de ambiente, o de 200 metros si diferían de ambiente florístico, para minimizar que se solapen las detecciones de las especies de animales.

Se realizaron muestreos estacionales durante dos años: del 24 al 28 de abril, 22 al 27 de julio y 31 de octubre al 5 de noviembre de 2017; del 9 al 13 de febrero, 23 al 27 de abril, 23 al 27 de julio y 14 al 17 de octubre de 2018; y del 4 al 8 de marzo de 2019. En julio de 2017, no se pudo acceder al sitio 48,

por mal estado de un camino debido a la lluvia. Por otro lado, debido al incendio natural ocurrido en marzo de 2018 (ver sección 1.4.1 y Figura 2.4), a partir del muestreo de otoño de 2018 se decidió agregar cuatro sitios de muestreo en la zona recientemente quemada y por ende, dejar de seguir otros tres sitios cercanos pero que no habían sido quemados, quedando en total definidas 55 transectas, un esfuerzo similar al que se venía teniendo. Los sitios incorporados fueron de los mismos ambientes que los que se dejaron de seguir para conservar el balance de esfuerzo de muestreo por tipo de vegetación. Por lo tanto, en total se relevaron 58 sitios distintos (Figura 3.1), 50 relevados en los ocho muestreos completos y los restantes ocho sitios, fueron relevados entre tres a siete veces dependiendo el caso, totalizando 434 observaciones.

En cada sitio se relevó una transecta de 400 metros de largo por 6 metros de ancho en total en busca de signos indirectos de fauna. Los relevamientos fueron realizados por dos observadoras, cada una recorriendo 200 metros en forma paralela entre sí, y luego se sumaron sus observaciones. En cada sitio se registraron la cantidad de signos indirectos (huellas y heces) de todas las especies que pudimos identificar. Para contabilizar la intensidad de uso mediante las huellas, se diferenciaron huellas por forma y tamaño, y los caminos formados por huellas de tamaño, dirección y sentido distintos se consideraron como eventos de uso diferentes (De Angelo et al., 2017). Cabe aclarar que todos los tipos de ambientes del parque presentan sectores con suelo arenoso o desnudo donde las huellas son detectables (García Erize & Gómez Villafañe, 2016). En cuanto a la cuantificación de las heces, se consideraron solamente las heces frescas que se reconocieron que pertenecían a distintos eventos de defecación. No se contabilizaron las heces antiguas (Figura 2- Anexo), ya que podrían ser heces ya detectadas en la estación anterior (Herrera et al., 2004). Las heces, debido a su tamaño, son fáciles de observar independientemente de la cobertura vegetal presente. La variable registrada fue la suma de los conteos hecho por ambas observadoras en cada una de las transectas. En total se recorrieron 173,6 km longitudinales y se relevó un área de 104,6 ha.

La utilización de métodos de conteo de signos indirectos fue utilizada debido al comportamiento evasivo de las especies en estudio y que varias de las especies de mamíferos tienen comportamiento nocturno, dificultando aún más el avistamiento directo de los individuos (Rovero & Marshall, 2004). Si bien no se puede distinguir si los signos detectados pertenecen a diferentes o al mismo individuo, en este estudio no se evaluó la abundancia sino la presencia y la intensidad de uso.

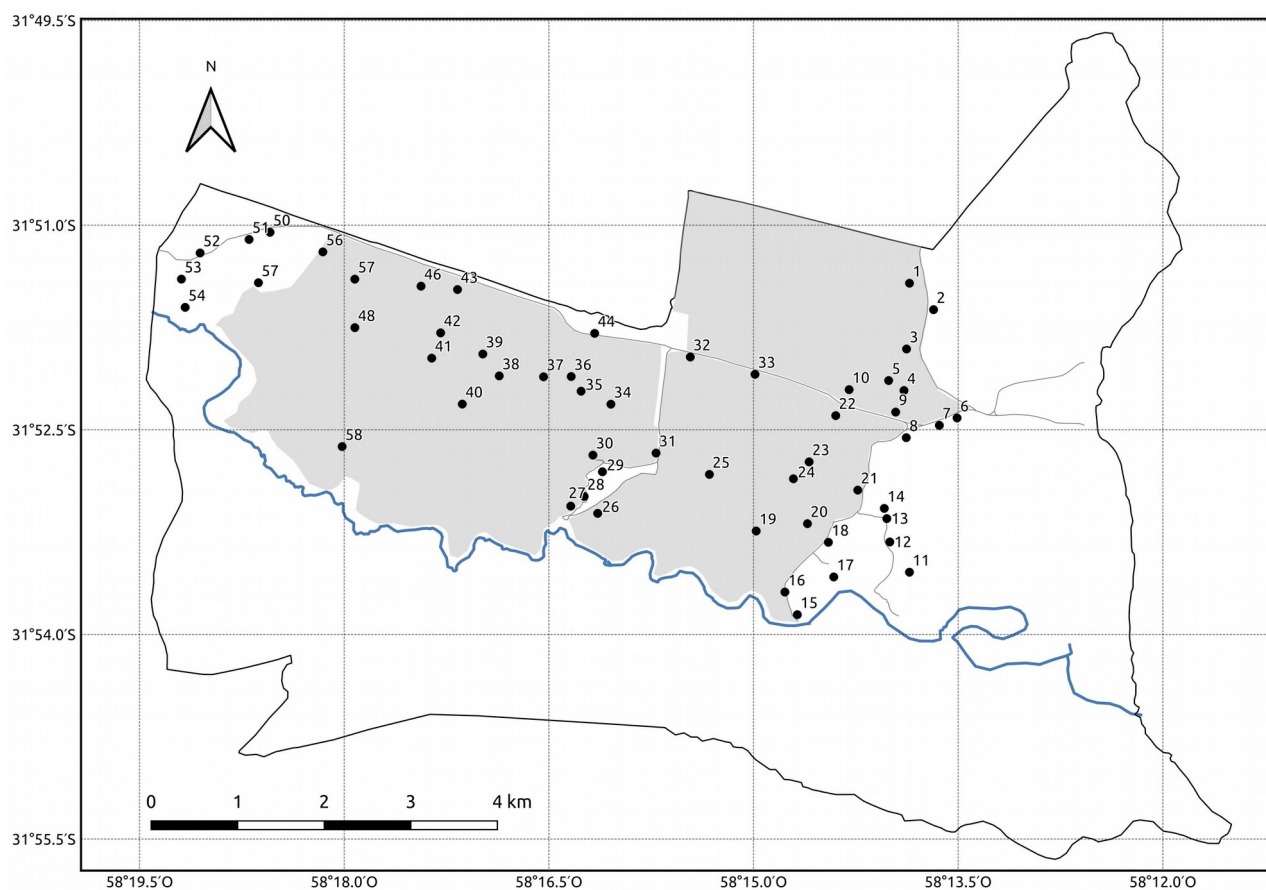


Figura 3.1. Ubicación de todos los puntos medio de las transectas relevadas en el Parque Nacional El Palmar entre 2017 y 2019. En gris se muestran las parcelas quemadas durante el Plan Trienal de Quemas.

En cada una de las transectas se registró la presencia de cada especie y su intensidad de uso categorizados de la siguiente manera:

- Ocurrencia de “x” especie, siendo 1 cuando se registraban una o más huellas o heces, y 0 en ausencia de huellas o heces de la especie “x”.
- Intensidad de uso de “x” especie dado por el número de heces de la especie “x”.

Para las especies más abundantes, en la mayoría de los sitios donde se encontraron huellas también se encontraron heces de esa misma especie. Las heces se encontraron con mayor frecuencia que las huellas en todos los tipos de ambientes y perduran a pesar de que llueva, por eso se seleccionó esta variable para modelar la intensidad de uso. Debido a que no pudimos diferenciar entre las huellas y heces de las dos especies de felinos (gato montés y yaguarundí) y las dos especies de zorros (zorro de monte y zorro gris), la existencia de este tipo de rastros sólo fue considerada como un indicador de la presencia de felinos o zorros (De Angelo et al., 2017; Pereira, 2005). Las heces de ambas especies de ciervos se pudieron distinguir por su diferente forma, especialmente porque el ancho de los pellets del ciervo axis es mayor que el de la corzuela parda (Calfayan, 2021).

Además de las huellas y heces, se registró la presencia de otros signos indirectos como hozadas, daño en corteza de los árboles y dormideros (matas de pastos que se observan aplastadas porque un animal de gran porte estuvo reposando sobre ellas) en cada una de las transectas.

Para el caso del ñandú, el guardaparque Cristián Sosa georreferenció los nidos hallados en el área de estudio, durante sus recorridas diarias entre 2017 y 2019 (no hay metodología asociada). Se tomó fotos del nido de ser posible, y se registró el ambiente circundante, el tamaño de nidada y si el nido estaba activo o no. Se identificó a los nidos activos porque al momento de ser encontrados se observó salir corriendo al ñandú macho que empollaba los huevos. Los nidos fueron categorizados como inactivos cuando se encontró la vegetación pisoteada y cascarones de huevos o se encontraron huevos abandonados, pero ya no había ningún macho incubando.

3.2.2. Selección de variables ambientales

Para cada sitio se registraron variables del ambiente que podrían influenciar el uso de hábitat de las especies, las cuales refieren a características propias del sitio, el clima, la historia del fuego y elementos del paisaje. En cada sitio se registró el año, la estación del año de cada muestreo, el tipo de ambiente, si fue quemado o no durante el Plan Trienal de Quemias Prescritas (PTQP) y si se quemó o no durante el incendio de 2018 (ver abajo variables 1 a 6). En cuanto a las variables relacionadas con la historia del fuego, se evaluaron el tiempo desde el último fuego y la frecuencia (ver abajo variables 7 y 8). Debido a que el período de estudio incluyó momentos de sequía e inundaciones durante los dos años de muestreo, se incorporó el índice ONI (Índice del Niño Oceánico, por sus siglas en inglés) para cada uno de los muestreos, que mide el fenómeno climático de el Niño-Oscilación del Sur (ver abajo variable 9). Por otro lado, se calcularon algunas distancia a elementos del paisaje que pueden atraer o repeler a la fauna y métricas del paisaje con el fin de describir la disponibilidad de recursos circundantes a cada sitio (Bellis et al., 2008; Brennan et al., 2020; Gergel & Turner, 2017; Griffith et al., 2000; ver abajo variables 10 a 19).

Para caracterizar a cada sitio, se tomó el punto medio entre el inicio y fin de cada transecta y se graficó un buffer circular de radio dependiente de la especie. Para calcular los radios correspondientes, se tomó el 20% del área de acción de cada especie porque se estima que en esa área los animales cumplen todas sus funciones vitales (Bellis et al., 2008; Laymon & Barrett, 1986; Posillico et al., 2004). Para los zorros y los felinos se tomó el valor de 50 m de radio, que describe el área que circunscribe a la transecta de muestreo ya que no se puede distinguir entre especies. En caso de haber más de un dato de área de acción promedio, se tomó el valor promedio de todos los datos disponibles.

A continuación se detalla cada una de las variables explicatorias y cómo se obtuvieron:

- 1) Período: Categorizada en dos niveles, uno desde otoño de 2017 a verano de 2018 (2017-18) y el otro desde otoño de 2018 a verano de 2019 (2018-19).
- 2) Estación del año: Categorizada en otoño, invierno, primavera y verano.

- 3) Ambiente: Fisonomía vegetal clasificada a campo en seis niveles: Canto Rodado, Pastizal, Palmar-Pastizal, Chilcal, Palmar-Chilcal y Palmar con árboles (ver sección 1.4 y Tabla 2.2).
- 4) Ambiente agrupado: la variable anterior agrupada en tres categorías: Pastizal (canto rodado, pastizal y palmar-pastizal), Chilcal (chilcal y palmar-chilcal) y Monte (palmar con árboles).
- 5) Tratamiento: Variable dicotómica categorizada en dos niveles, no quemado (NQ) o quemado (Q) durante el PTQP entre 2013 y 2015.
- 6) Incendio 2018: Variable dicotómica que indica si el sitio se quemó o no durante el incendio del 1 al 2 de marzo de 2018.
- 7) Años desde el último fuego: Se obtuvo restando la fecha en que se muestreó el sitio y la fecha del último fuego (ya sea quema controlada o incendio natural o accidental), el resultado se expresó en años. En caso de no haberse quemado nunca se tomó la fecha de la creación del PNEP (30/10/1965).
- 8) Frecuencia de fuego: cantidad de eventos de fuego (ya sea quema controlada o incendio natural o accidental) desde 1970 hasta 2019. A partir del mapa de frecuencia de fuegos (Figura 2.12, ver Sección 2.3.3) se extrajo para cada punto medio del sitio el valor de la grilla de la suma de los eventos de fuego entre 1970 y 2017 para el primer período de muestreo y de la grilla de la suma de eventos entre 1970 y 2019 para el segundo período de muestreo.
- 9) Índice de oscilación del niño (ONI): Los valores se descargaron de la página de la página de la Administración Nacional de los Océanos y la Atmósfera de Estados Unidos (<https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/>). Para cada muestreo, se tomó el trimestre que contiene al mes de muestreo y los dos meses previos, ya que hay un retraso de 1 a 3 meses entre que se comienza a dar los cambios en la temperatura de la superficie del océano y que se manifiesta el fenómeno Niño-Niña (Kumar & Hoerling, 2003). Por ejemplo, para un muestreo realizado en el mes de abril, se tomó el índice correspondiente al trimestre febrero-marzo-abril. Valores negativos < -0,5 están asociados a períodos fríos y valores positivos > 0,5 a períodos cálidos. Los valores entre -0,5 y 0,5 son períodos neutros.
- 10) Distancia mínima a arroyos permanentes: Distancia mínima, en kilómetros, entre el punto medio de la transecta y alguno de los arroyos permanentes El Palmar y Los Loros.
- 11) Distancia mínima al río Uruguay: Distancia mínima, en kilómetros, entre el punto medio de la transecta y el borde del río Uruguay.
- 12) Distancia mínima a apostaderos: Distancia, en kilómetros, entre el punto medio de la transecta y el apostadero más cercano.
- 13) Distancia mínima a caminos turísticos: Distancia mínima, en kilómetros, entre el punto medio de la transecta y los caminos principales y senderos peatonales, que tienen alto tránsito vehicular y frecuencia diaria de presencia humana.
- 14) Distancia mínima a caminos no turísticos: Distancia mínima, en kilómetros, entre el punto medio de la transecta y los caminos no turísticos, que incluyen cortafuegos y caminos hacia

apostaderos, que tienen mucho menor frecuencia de tránsito vehicular y presencia humana, del orden de dos veces por semana aproximadamente.

15) Distancia mínima al límite del PNEP: Distancia mínima, en kilómetros, entre el punto medio de la transecta y el límite del parque.

16) Proporción de cobertura de “x” clase: A partir del mapa de coberturas actual de 2017 (Figura 2.6, ver Sección 2.3.1) se calculó la proporción de cada clase de cobertura relativizada a la superficie total del mismo dentro del buffer de cada especie (Tabla 3.1).

17) Riqueza de parches de distintas clases: A partir del mapa de coberturas actual de 2017 (Figura 2.6, ver Sección 2.3.1) se calculó la cantidad de clases de cobertura presentes dentro del buffer de cada especie (Tabla 3.1).

18) Índice de diversidad de Shannon: A partir del mapa de coberturas actual de 2017 (Figura 2.6, ver Sección 2.3.1) se calculó la diversidad de clases de coberturas presentes dentro del buffer de cada especie (Tabla 3.1), mediante el índice de Shannon.

19) Biomasa disponible: Dentro del buffer de cada especie (Tabla 3.1), se calculó el promedio del índice diferencial de vegetación normalizado (NDVI) de la imagen más cercana a la fecha de cada muestreo (ver Sección 2.3.2).

Tabla 3.1. Valores del 20% del área de acción promedio anual, el radio del buffer usado para calcular las distintas métricas del paisaje para cada especie y la fuente de dónde se extrajeron los datos del área de acción utilizado. El valor del radio se obtiene despejando la ecuación $\text{área} = \pi \cdot \text{radio}^2$.

Especie	20% del área de acción	Radio del buffer	Fuente
Ñandú	440000 m ²	370m	Bellis et al. 2004
Carpincho	38900 m ²	110m	Corriale et al 2013
Corzuela parda	76940 m ²	150 m	Antunes 2012; Maffei & Taber 2003
Ciervo axis	512310 m ²	400 m	Mishra 1982
Jabalí	355340 m ²	330m	Massei 1997

Los cálculos entre datos vectoriales y ráster se hicieron en el programa QGIS (QGIS, 2020). Las distancias mínimas a los distintos elementos del paisaje se calcularon utilizando el complemento *NNjoin* de QGIS (Tveite, 2015). Las capas de los arroyos, el río Uruguay, los apostaderos, los caminos y el límite del parque fueron cedidos por personal del PNEP. Se utilizó el paquete *landscapemetrics* (Hasselbarth et al., 2019) para estimar las métricas del paisaje dentro de los buffers de cada especie utilizando el software R (R Core Team, 2020).

3.2.3. Análisis de datos

Para resumir los datos del relevamiento de signos (huellas o heces) de fauna, se calculó la proporción de transectas con presencia de registros de cada especie del total de las transectas relevadas durante los dos años. Además, para cada una de las transectas relevadas, se contabilizó la

cantidad de muestreos con presencia de signos (heces o huellas) de cada especie del total de muestreos realizados, que variaron entre tres y ocho muestreos.

Para analizar el efecto de los factores ambientales y de manejo sobre el uso de las distintas especies se realizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), siendo el sitio un factor aleatorio. Según la frecuencia de detección de la especie, se usó la presencia/ausencia o la intensidad de uso. En los casos donde se modeló el conteo de heces, se utilizó una distribución de errores Binomial Negativa y en el caso de observarse sobredispersión, se modeló el exceso de ceros para controlarla (Lindén & Mäntyniemi, 2011; Zuur et al., 2009). La probabilidad de observar el valor cero se modeló con una distribución Binomial, con función de enlace logit (regresión logística) y las observaciones distintas de cero se modelan con un modelo binomial negativo truncado, con función de enlace logarítmica (Zuur et al., 2009). En los modelos truncados, el modelado de ceros identifica las covariables que se relacionan con la aptitud de un ambiente para que una especie pueda estar presente o no y el modelado de conteos identifica las covariables que se asocian con la abundancia que alcanza una especie dado que ese ambiente ya es apto para ella (Kéry & Royle, 2016). En el caso de las especies más raras, la ocurrencia de las especies se analizó mediante una regresión logística utilizando una distribución Bernoulli, con función de enlace logit (Zuur et al., 2009).

Para el caso del ñandú, donde no se registraron signos en ningún muestreo en dos de los tipos de ambiente, se realizaron dos modelos: uno con la base de datos completa para poder evaluar diferencias entre los sitios referidas a características que no sean el ambiente y otro con los datos recortados, quitando estos casos nulos y así poder evaluar las diferencias entre los ambientes que sí utiliza.

Los modelos se construyeron por pasos hacia adelante, incorporando de manera aditiva cada una de las variables explicatorias. Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) para elegir la mejor variable en cada paso, donde el modelo que tuviera menor AIC y con diferencia mayor a 2 con respecto al resto de los modelos, era el seleccionado (Burnham et al., 2011; Richards, 2005; Symonds & Moussalli, 2011). En caso de haber modelos con diferencia menor o igual a 2 entre ellos, se tomaron como modelos igualmente buenos. Se utilizó el factor de inflación de la varianza (VIF) para evaluar la existencia de colinealidad entre variables (Zuur et al., 2009). Tomamos un valor de $VIF > 5$ para considerar que una variable era redundante y no podía ingresar al modelo. Luego de obtener el modelo aditivo final, se probaron agregar algunas interacciones de interés referidas al fuego: Ambiente*Incendio 2018, Ambiente*Tratamiento, Ambiente*Frecuencia de Fuego, Ambiente*Año, Frecuencia de Fuego*Años desde Último Fuego, Incendio 2018*Año. Una vez que se llegó al modelo final, se eliminaron las variables que tuvieran coeficientes no significativamente distintos de cero para obtener un modelo más parsimonioso. Se realizaron los contrastes a posteriori de Tukey (Keselman & Rogan, 1977) para evaluar los efectos simples de las variables categóricas o su interacción.

Para los modelos de intensidad de uso se calculó la devianza explicada por el modelo (Zuur et al., 2009). Para los modelos de presencia-ausencia de la especie se realizó el índice de concordancia

Kappa. Los valores de referencia para interpretar el grado de concordancia fueron los siguientes: cero, sin acuerdo entre datos observados y predichos; 0,01-0,20, grado de acuerdo insignificante; 0,21 - 0,40, grado de acuerdo discreto; 0,41 - 0,60, grado de acuerdo moderado; 0,61 - 0,80, grado de acuerdo sustancial; 0,81 - 1,00, grado de acuerdo casi perfecto entre los datos observados y predichos (Cohen, 1960).

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa R (R Core Team, 2020), con el paquete *glmmTMB* para elaborar los modelos (Brooks et al., 2017) y el paquete *performance* para calcular los VIFs (Lüdecke et al., 2021). Para verificar supuestos se usó el paquete *DHARMa* (Hartig, 2021) y para realizar el índice de concordancia Kappa el paquete *PresenceAbsence* (Moisen & Freeman, 2008). Para realizar los contrastes a posteriori se utilizaron los paquetes *multcomp* (Torsten Hothorn & Westfall, 2008) y *emmeans* (Lenth, 2021). Se utilizó el paquete *effects* para visualizar cómo cambia la variable respuesta con relación a cada variable predictora, promediando y condicionando el efecto de las demás variables explicatorias que entraron al modelo (Fox & Weisberg, 2018).

3.3. Resultados

3.3.1. Descripción de signos de fauna encontrados

Se pudieron distinguir huellas y heces de ñandú *Rhea americana*, carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, corzuela parda *Mazama gouazoubira*, ciervo axis *Axis axis*, jabalí *Sus scrofa*, zorro indeterminado (*Cerdocyon thous* o *Lycalopex gymnocercus*, según conocimientos previos), gato indeterminado (*Leopardus geoffroyi* o *Puma yagouaroundi*, según conocimientos previos) (Figura 3.2).

Además, se encontraron otros tipos de signos de presencia de fauna, como raspaduras en las cortezas de árboles hozadas de jabalí, nidos de ñandú y dormideros (Figura 3.3). Las raspaduras en los árboles se encontraron en los ambientes de palmares con árboles y en su mayoría eran en especies de árboles de la familia de las mirtáceas. Posiblemente se deban a que los ciervos axis machos necesitan raspar la felpa que recubre su cornamenta que se renueva cada año (Raman, 2015). Las hozadas fueron encontradas en caminos o cortafuegos lindantes a chilcales y en ambientes de palmares con árboles. Los lugares que llamamos dormideros eran sitios donde se encontraba la vegetación aplastada con la forma redondeada como si un animal grande se hubiese echado a reposar y generalmente se encontraban varios dormideros juntos. Si bien es imposible saber qué especie reposó en esos lugares a simple vista, es muy probable que todas las especies estudiadas usaran estos lugares, sobre todo las especies gregarias como el carpincho, el ciervo axis, el jabalí y el ñandú. Los dormideros se encontraron en los ambientes más cerrados (palmares-pastizales, chilcales, palmares-chilcales y palmares con árboles), presentándose en 43% de los chilcales y 23% de los palmares-chilcales de los 434 sitios relevados.

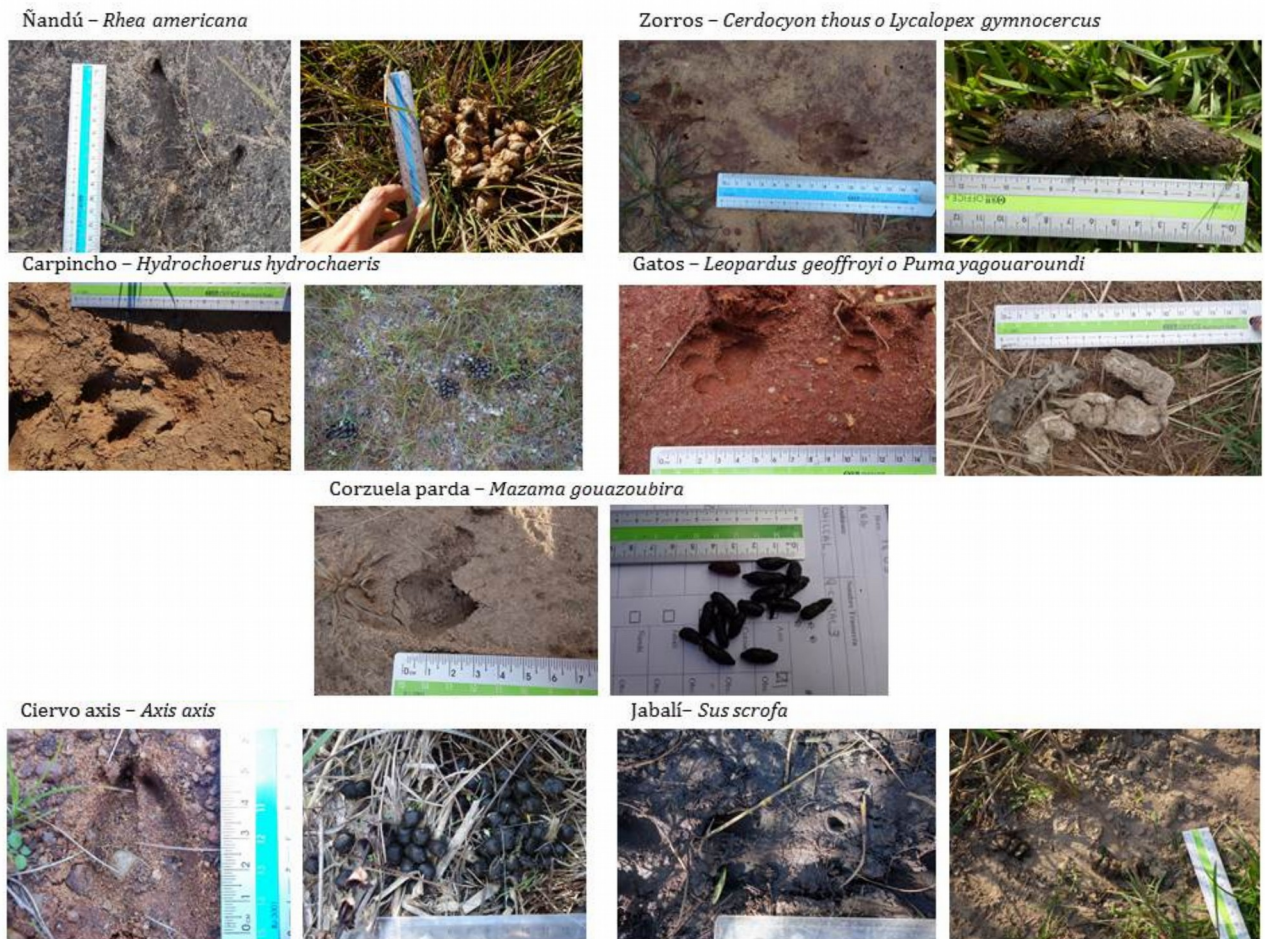


Figura 3.2. Huellas y heces de las especies que se registraron en el Parque Nacional el Palmar.



Figura 3.3. Otros tipos de signos encontrados en el Parque Nacional El Palmar entre 2017 y 2019: (A) raspadura en árboles, (B) hozada de jabalí, (C) dormidero y (D) nido de ñandú.

Se detectaron ocho nidos de ñandú en el área de estudio entre el 2017 y 2018, cuatro en estado activo y cuatro inactivos (Figura 3.4). En los nidos activos se encontraron tamaños de nidada de entre 6 y 18 huevos. Estos nidos se encontraron en zonas del PNEP que habían sido recientemente quemadas e incendiadas. El nido de 2017 fue construido en un palmar-pastizal que se había quemado hace dos años atrás durante el PTQP y uno de los nidos activos de octubre de 2018 fue construido en un pastizal incendiado hacía ocho meses. Los ambientes seleccionados para construir sus nidos fueron diversos, incluyeron pastizales, chilcales y hasta claros abiertos dentro de montes. Dos de los nidos activos fueron construidos en pastizales, uno en un palmar-pastizal y uno en un chilcal. De los nidos inactivos, dos fueron encontrados en chilcales y dos en claros dentro de palmares con árboles. Todos los nidos fueron encontrados durante la época de primavera-verano, de octubre a enero (Figura 3.4).

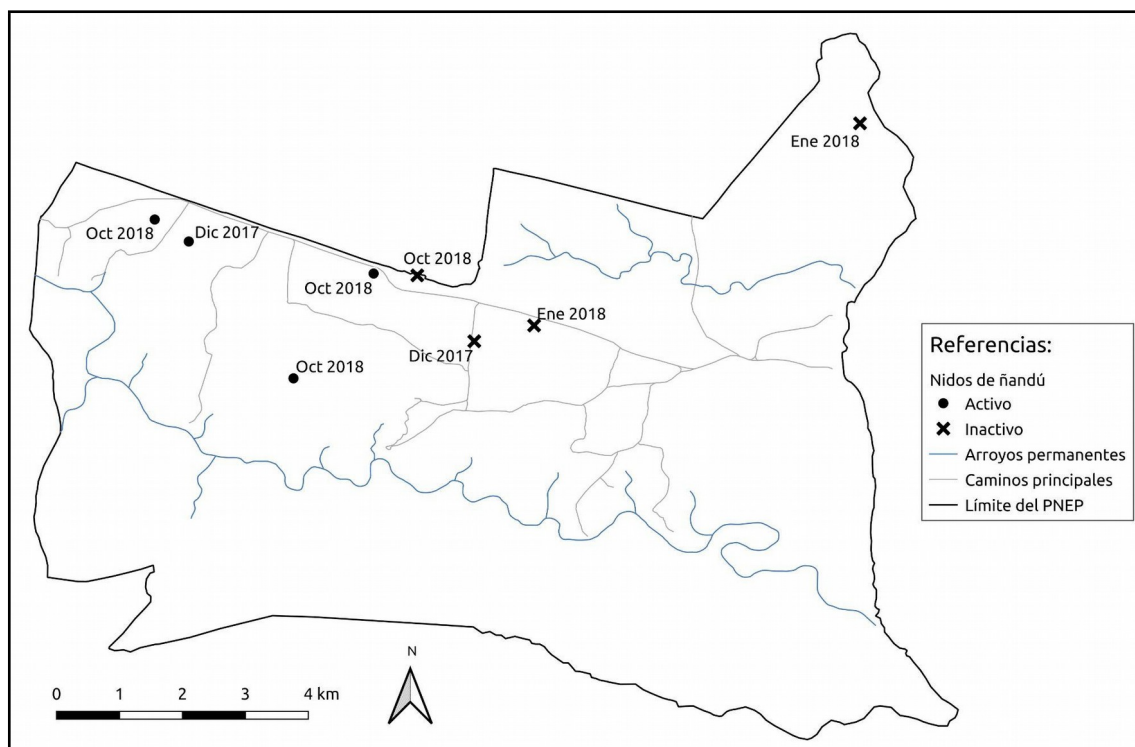


Figura 3.4. Ubicación de nidos de ñandú encontrados entre 2017 y 2018 indicando la fecha de su registro y la condición de activo o inactivo.

Teniendo en cuenta la totalidad de las transectas relevadas en los ocho muestreos (434 transectas), se observó que las especies más frecuentemente detectadas por medio de huellas o heces fueron el ciervo axis y el carpincho, encontrándose presentes en 394 y 337 de las transectas totales, respectivamente (Figura 3.5). En menor medida se detectaron signos de ñandú en 70 transectas, de jabalí en 43, de corzuela parda en 33, de zorros en 29 y de gatos en 9 (Figura 3.5).

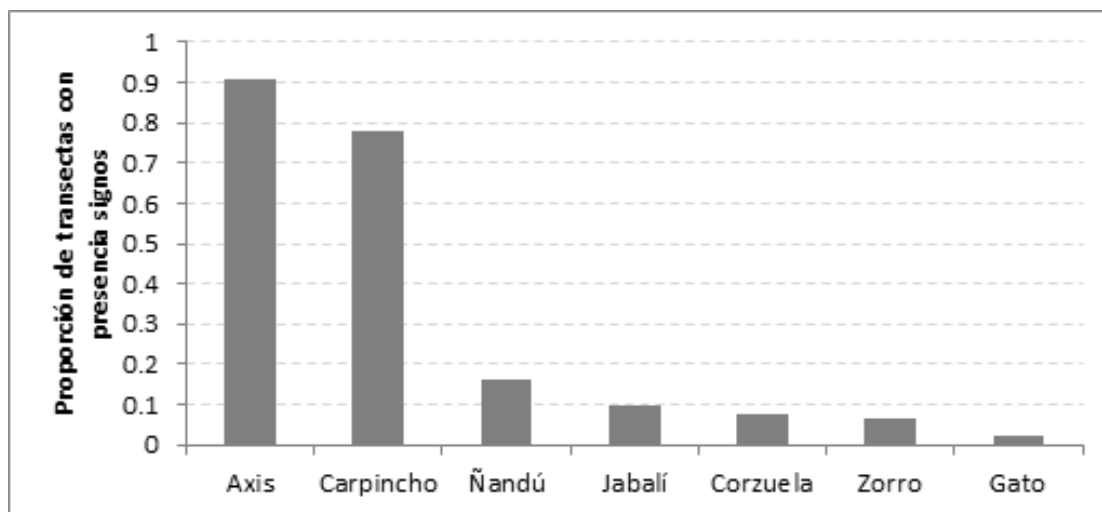


Figura 3.5. Proporción de transectas totales (434) con signos (huella o heces) de ciervo axis *Axis axis*, carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, ñandú *Rhea americana*, jabalí *Sus scrofa*, corzuela parda *Mazama gouazoubira*, zorro indeterminado y gato indeterminado durante abril de 2017 a marzo 2019 en el Parque Nacional El Palmar.

Teniendo en cuenta la cantidad de muestreos por transecta con presencia de signos, se observó que el ciervo axis fue detectado en todas las transectas y en todas las estaciones del año, con una proporción de ocupación alta que varió entre el 60 y 100% (Figura 3.6). Para la segunda especie más abundante, el carpincho, el porcentaje de ocupación de las transectas fue más variable, siendo desde nula, en las zonas más alejadas del río Uruguay o del arroyo El Palmar y llegando hasta el 100% en 35 de las 58 transectas (Figura 3.6). La detección de signos del ñandú se encontró concentrada en la zona noroeste del PNEP (Figura 3.6), siendo los valores de ocupación más frecuentes entre el 10 y 60% de los muestreos, llegando a valores mayores al 80% solo en 3 pastizales de los 58 sitios totales. La corzuela parda y los zorros tuvieron un porcentaje de ocupación bajo, con valores menores al 40%, pero distribuido por toda el área muestreada (Figura 3.6). El jabalí también estuvo presente en gran parte de la zona relevada y nunca superó el 50% de los muestreos con presencia de signos en una misma transecta. Las especies de felinos fueron las de menor porcentaje de ocupación por transecta (Figura 3.6), registrándose la mayoría de las veces un sólo signo por transecta en los dos años de muestreo. En cuanto al patrón de distribución de la ocurrencia de los felinos, se observa que la presencia es mayor en sitios más cercanos a la selva que acompaña al río Uruguay (Figura 3.6).

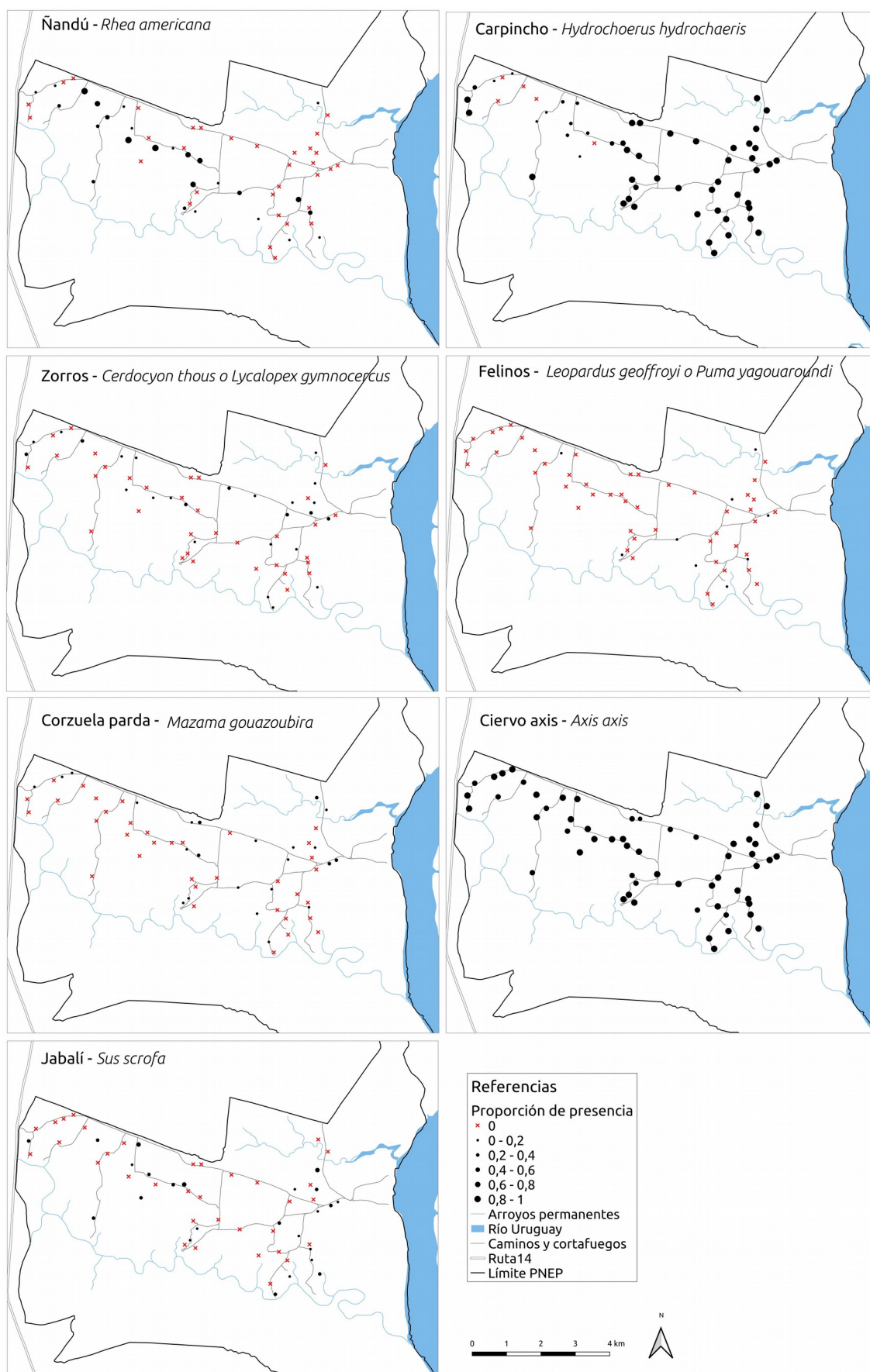


Figura 3.6: Proporción de muestreos por transecta en los cuales se detectó la presencia (huellas o heces) de cada especie entre abril de 2017 y marzo de 2019 en el Parque Nacional El Palmar. La cantidad de muestreos por sitio fue en su mayoría de ocho, en algunos pocos casos fue de tres o cinco.

3.3.2. Respuesta de la fauna nativa al fuego

Ñandú - *Rhea americana*

El modelo seleccionado con los datos completos para el ñandú explicó el 14,48% de la devianza total del número de heces por transecta. La intensidad de uso del ñandú y el exceso de cerros estuvieron relacionadas con las mismas variables (Tabla 3.2), indicando que esas variables modulan tanto la ocurrencia como la abundancia de la especie. En el período 2018-2019 se encontraron menos heces en comparación al período 2017-2018. Los ñandúes hicieron mayor uso de sitios cercanos a los apostaderos, que tuvieran mayor proporción de pastizales y pajonales dentro de su área de acción y que fueron quemados con mayor frecuencia (Tabla 3.2). Los gráficos diagnósticos de residuos se encuentran en el Anexo (Figura 3- Anexo).

Tabla 3.2. Modelo seleccionado para el número de heces por transecta de ñandú *Rhea americana* incluyendo todos los datos (n=434). Se utilizó la familia binomial negativa con función de enlace logarítmica. Valores de significancia: '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1. AIC modelo nulo = 554,43. AIC modelo final = 495,57.

Modelo 1	Modelado de conteo		Modelado de cerros	
	Coeficiente \pm SD	LI (25%) ; LS (97,5%)	Coeficiente \pm SD	LI (25%) ; LS (97,5%)
Intercepto: Período 2017-8	-0,972 \pm 0,864	-2,667 ; 0,722	6,107 \pm 1,491***	3,185 ; 9,028
Período 2018-9	-1,645 \pm 0,294***	-2,221 ; -1,070	1,606 \pm 0,461***	0,703 ; 2,509
Dist. min. apostadero	-3,100 \pm 0,996**	-5,052 ; -1,148	3,383 \pm 1,188**	1,054 ; 5,711
Proporción de pastizal	0,080 \pm 0,021***	0,038 ; 0,122	-0,187 \pm 0,046***	-0,277 ; -0,097
Frecuencia de fuego	0,534 \pm 0,134***	0,270 ; 0,797	-0,985 \pm 0,232***	-1,439 ; -0,531
Proporción de pajonal	0,184 \pm 0,063**	0,797 ; 0,308	-0,114 \pm 0,063.	-0,237 ; 0,009

Se detectó la presencia del ñandú en los ambientes de canto rodado, pastizales, palmares-pastizales y palmares-chilcales. En los ambientes chilcal y palmar con árboles no se encontraron heces de ñandú en ninguno de los muestreos. Eliminando los ambientes en los que no se detectó al ñandú en ningún muestreo, quedaron 269 observaciones de las 434 totales. El mejor modelo seleccionado con esta nueva base pudo explicar el 29,22% de la variabilidad total de las observaciones. Las variables seleccionadas para modelar el conteo de heces fueron las mismas que se seleccionaron para explicar las ausencias de la especie, a excepción del incendio que sólo influyó sobre la cantidad de cerros (Tabla 3.3), por lo que el incendio de 2018 influyó sobre la presencia de esta especie, pero no sobre su abundancia. Similarmente a lo obtenido en el modelo anterior, se observó que el período 2018-2019 hubo menos intensidad de uso que en el período 2017-2018. El ñandú usó mayormente sitios abiertos (pastizales y canto rodado) en comparación con sitios más densos (palmar-pastizales y palmares-chilcales; Figura 3.7). Al mismo tiempo, usó mayormente sitios con menor proporción de canto rodado

dentro de su área de acción. Por último, se encontró que la intensidad de uso del ñandú fue mayor en sitios recientemente quemados y la ocurrencia de la especie fue mayor en sitios que se incendiaron en marzo de 2018 con respecto a los sitios que no se incendiaron (Tabla 3.3). Los gráficos diagnósticos de residuos se encuentran en el Anexo (Figura 4- Anexo).

Tabla 3.3. Modelo seleccionado para el número de heces por transecta de ñandú *Rhea americana* excluyendo los sitios con ausencia total de la especie (Palmares con árboles y Chilcales; n=269). Se utilizó la familia binomial negativa con función de enlace logarítmica. Valores de significancia: '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1. AIC modelo nulo = 524,58. AIC modelo final = 434,22.

Modelo 2	Modelado de conteo		Modelado de ceros	
	Variable	Coefficiente \pm SD LI (2,5%) ; LS (97,5%)	Coefficiente \pm SD LI (2,5%) ; LS (97,5%)	LI (2,5%) ; LS (97,5%)
	Intercepto: 2017-8, Canto Rodado y Incendio 2018 No	2,130 \pm 0,382***	1,381 ; 2,878	-0,503 \pm 0,711 -1,896 ; 0,891
	Período 2018-9	-1,192 \pm 0,226***	-1,635 ; -0,749	1,005 \pm 0,378** 0,263 ; 1,747
	Pastizal	0,436 \pm 0,385	-0,319 ; 1,191	-0,961 \pm 0,606 -2,149 ; 0,227
	Palmar-Pastizal	-0,695 \pm 0,431	-1,541 ; 0,149	1,0314 \pm 0,793 -0,523 ; 2,586
	Palmar-Chilcal	-2,336 \pm 1,074*	-4,440 ; -0,231	2,779 \pm 0,758*** 1,293 ; 4,266
	Años desde último fuego	-0,101 \pm 0,031**	-0,162 ; -0,041	0,083 \pm 0,031** 0,023 ; 0,143
	Proporción de canto rodado	-0,231 \pm 0,058***	-0,344 ; -0,117	0,150 \pm 0,055** 0,042 ; 0,143
	Incendio 2018 Sí			-1,292 \pm 0,552* -2,375 ; -0,209

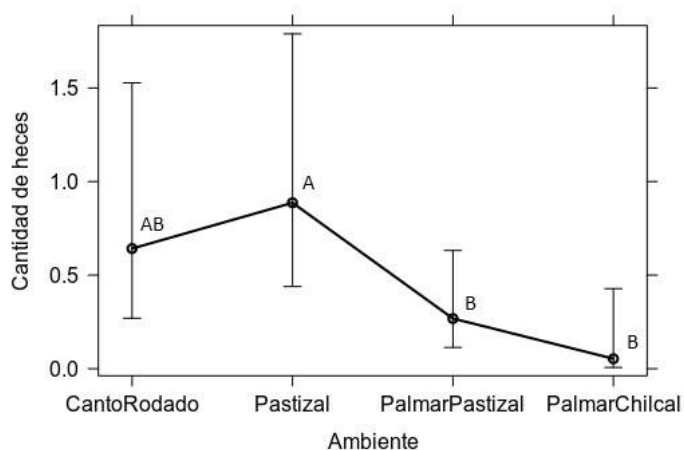


Figura 3.7. Cantidad de heces promedio de ñandú y su desvío estándar predichas por el modelo 2, manteniendo el resto de las variables controladas. Letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0,05$) en las comparaciones de Tukey.

Carpincho - *Hydrochoerus hydrochaeris*

El modelo seleccionado para el carpincho explicó el 10,02% de la variabilidad total de la cantidad de heces detectadas por transecta. El uso de hábitat del carpincho se asoció con factores relacionados a la estructura del paisaje y el ambiente, y también a factores relacionados con el manejo del parque. La mayor intensidad de uso del carpincho se encontró en sitios cercanos al río Uruguay y cercano a arroyos permanentes, con mayor proporción de palmares-pastizales que se encuentran dentro de su área de acción (Tabla 3.4). La mayor intensidad de uso se asoció con períodos fríos y secos (valores

más bajos de ONI), y también se observó que el uso fue menos intenso en otoño pero mayor en invierno, siendo intermedia su intensidad en primavera y verano (Tabla 3.4, Figura 3.8). En el segundo período de muestreo (2018-2019) se registró más intensidad de uso que en el primer período (2017-2018; Tabla 3.4). Además, se registró un mayor uso en sitios alejados de los apostaderos (Tabla 3.4). Por último, el incendio ocurrido en marzo de 2018 tuvo efectos distintos sobre la intensidad de uso del carpincho dependiendo del ambiente. En los chilcales incendiados fue significativa la disminución de la cantidad de heces de carpincho encontradas en comparación con los no incendiados (Figura 3.8). Para los pastizales y montes no se encuentran diferencias entre la intensidad de uso del carpincho en sitios incendiados en comparación a sitios no incendiados del mismo ambiente (Figura 3.8). En los pastizales la cantidad de heces fue siempre mayor que en los ambientes más cerrados, indistintamente si fue incendiado o no (Figura 3.8). Los gráficos diagnósticos de residuos se encuentran en el Anexo (Figura 5- Anexo).

Tabla 3.4. Modelo seleccionado para el número de heces por transecta de carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Se utilizó la familia binomial negativa con función de enlace logarítmica. Valores de significancia: '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1. AIC modelo nulo = 3239,72. AIC modelo final = 2966,21.

Variable	Modelado de conteo		Modelado de ceros	
	Coeficiente \pm SD	LI (2,5%) ; LS(97,5%)	Coeficiente \pm SD	LI (2,5%) ; LS(97,5%)
Intercepto: otoño, Período 2017-8, Pastizal, Incendio 2018 No	3,882 \pm 0,229***	3,434 ; 4,330	-10,474 \pm 1,837***	-14,074 ; -6,874
Dist. min. Río Uruguay	-0,378 \pm 0,047***	-0,470 ; -0,286	1,406 \pm 0,237***	0,940 ; 1,871
ONI	-0,986 \pm 0,083***	-1,147 ; -0,824		
Invierno	0,988 \pm 0,124***	0,745 ; 1,231	-2,225 \pm 0,674***	-3,545 ; -0,904
Primavera	0,371 \pm 0,120**	0,135 ; 0,607	-1,329 \pm 0,635*	-2,573 ; -0,085
Verano	0,592 \pm 0,119***	0,358 ; 0,825	-1,329 \pm 0,635*	-2,573 ; -0,085
Dist. min. arroyos	-0,809 \pm 0,148***	-1,099 ; -0,519	2,469 \pm 0,615***	1,264 ; 3,674
Proporción de palmar-pastizal	0,018 \pm 0,004***	0,010 ; 0,026	-0,0615 \pm 0,024*	-0,109 ; -0,014
Período 2018-9	0,460 \pm 0,090***	0,283 ; 0,636		
Dist. min. apostadero	1,098 \pm 0,259***	0,591 ; 1,606		
Chilcal	-0,157 \pm 0,179	-0,508 ; 0,194	-2,624 \pm 0,936**	-4,459 ; -0,789
Monte	-0,935 \pm 0,221***	-1,368 ; -0,502	2,545 \pm 1,257*	0,082 ; 5,009
Pastizal : Incendio 2018 Sí	-0,118 \pm 0,270	-0,647 ; 0,411	-0,360 \pm 0,899	-2,123 ; 1,403
Chilcal : Incendio 2018 Sí	-2,825 \pm 0,839***	-4,470 ; -1,181	0,689 \pm 0,976	-1,224 ; 2,603
Monte : Incendio 2018 Sí	0,248 \pm 0,343	-0,424 ; 0,474	-3,498 \pm 1,439*	-6,319 ; -0,678

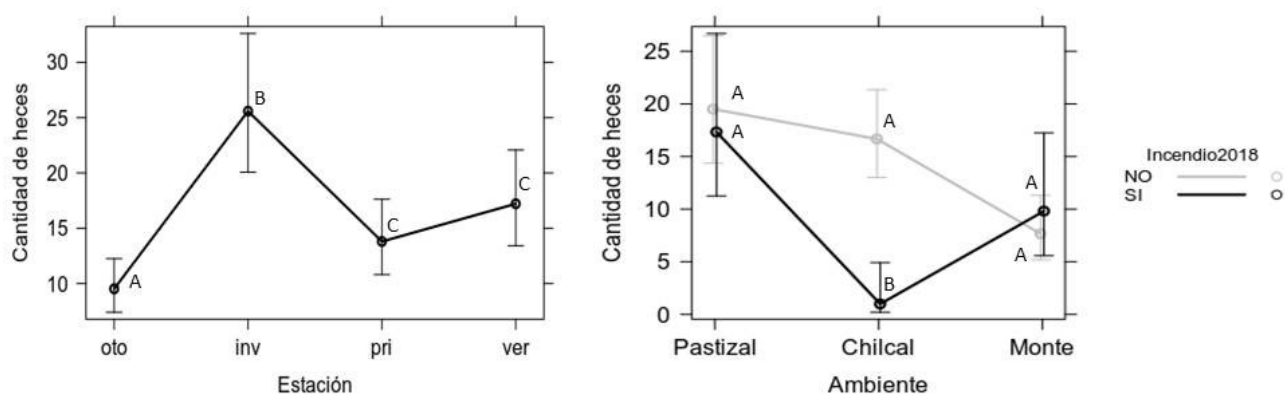


Figura 3.8. Izquierda: Cantidad de heces promedio de carpincho y su desvío estándar predichas por el modelo, manteniendo el resto de las variables controladas para la estación del año. Letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0,05$) en las comparaciones de Tukey. Derecha: Cantidad de heces promedio de carpincho y su desvío estándar predichas por el modelo, manteniendo el resto de las variables controladas para la interacción entre el ambiente y el incendio de 2018. Letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0,05$) en las comparaciones de Tukey entre sitios incendiados y no incendiados dentro de un mismo ambiente.

Zorros - *Cerdocyon thous* o *Lycalopex gymnocercus*

La cantidad de signos de zorros fueron pocos como para poder estudiar la intensidad de uso de estas especies por lo que se modeló la presencia-ausencia de las especies. Se seleccionaron dos modelos para explicar la ocurrencia de estos cánidos. Ambos modelos tuvieron una concordancia discreta, con valores del índice Kappa de 0,24 para el modelo 1 y 0,27 para el modelo 2. Para ambos modelos se observó que la probabilidad de ocurrencia fue mayor en el período 2017-2018 con respecto al período 2018-2019 y fue mayor en invierno y mínima en primavera (Figura 3.9). La frecuencia de fuego y la distancia mínima a caminos turísticos fue relevante para cada uno de sus respectivos modelos. A menor frecuencia de fuego en el sitio, mayor fue la probabilidad de encontrar a estas especies (Tabla 3.5). En el mismo sentido, a menor distancia a caminos turísticos, mayor fue la probabilidad de ocurrencia de las especies (Tabla 3.5). Los gráficos diagnósticos de residuos se encuentran en el Anexo (Figuras 6 y 7- Anexo).

Tabla 3.5. Modelos seleccionados para la ocurrencia de los zorros (*Cerdocyon thous* o *Lycalopex gymnocercus*), con una distribución binomial con función de enlace "logit". Valores de significancia: '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1. AIC modelo nulo = 216.83. AIC modelo 1= 197.82. AIC modelo 2= 199.23.

Variable	Modelo1		Modelo2	
	Coeficiente \pm SD	LI(2,5%); LS(97,5%)	Coeficiente \pm SD	LI(2,5%); LS(97,5%)
Intercepto: 2017-8 y otoño	-1,556 0,579**	-2.691 ; -0.422	-2.035 \pm 0.512***	-3.038 ; -1.032
Período 2018-9	-1,433 \pm 0,481**	-2.375 ; -0.491	-1.481 \pm 0.480**	-2.422 ; -0.541
Invierno	1,016 \pm 0,529.	-0.022 ; 2.053	1.004 \pm 0.527.	-0.029 ; 2.038
Primavera	-1,162 \pm 0,839	-2.805 ; 0.482	-1.163 \pm 0.838	-2.805 ; 0.479
Verano	0,182 \pm 0,588	-0.971 ; 1.335	0.177 \pm 0.587	-0.974 ; 1.328
Frecuencia Fuego	-0,315 \pm 0,146	-0.602 ; -0.028		
Dist. min. camino turístico			-1.346 \pm 0.757.	-2.831 ; 0.138

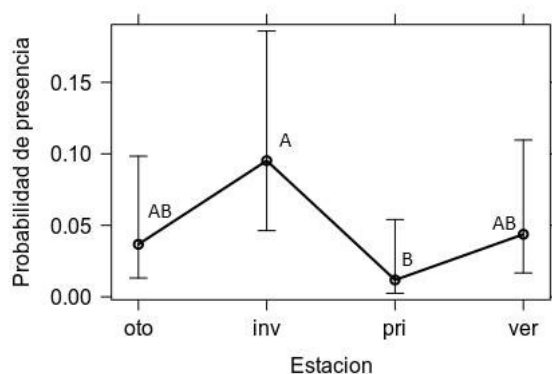


Figura 3.9. Cantidad de heces promedio de zorros y su desvío estándar predichas por el modelo 1, manteniendo el resto de las variables controladas. Letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0,05$) en las comparaciones de Tukey. Para el modelo 2 se obtuvieron resultados similares.

Corzuela parda - *Mazama gouazoubira*

La presencia de la corzuela parda no se asoció con ninguna de las variables propuestas. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la cantidad de heces encontradas para esta especie fueron muy pocas, unas 20 en total en 15 sitios distintos. Por otro lado, si analizamos la presencia de algún signo (huellas o heces), se observa que se han encontrado signos en todos los muestreos y en todos los ambientes, aunque en bajas proporciones, siendo más frecuente en los ambientes con chilcales y palmares-chilcales (Figura 3.10). La corzuela utilizó en total 25 sitios distintos entre los 58 totales y distribuidos por toda el área del PNEP (Figura 3.6).

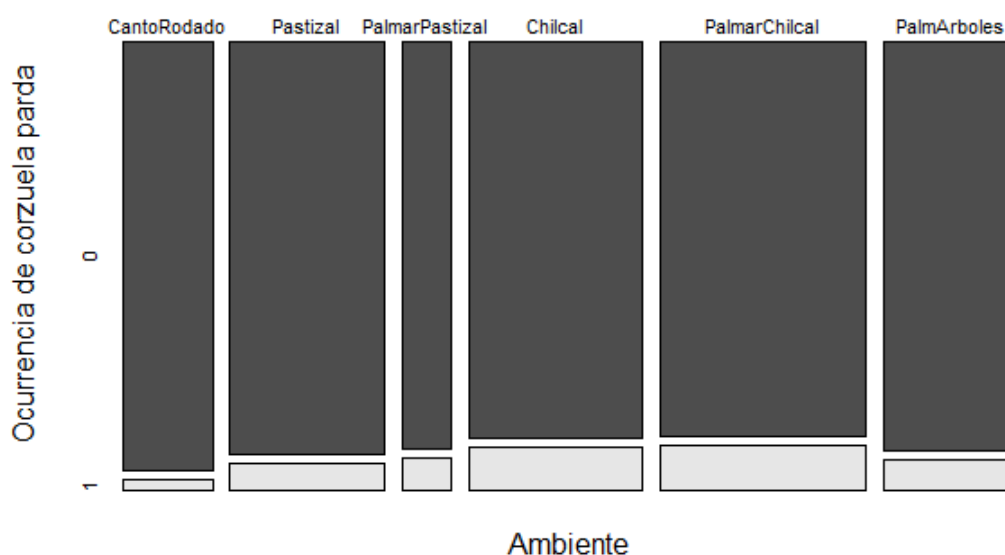


Figura 3.9. Proporción de ocurrencia de corzuela parda en los distintos ambientes. El ancho de las columnas es proporcional a la cantidad de sitios relevados de cada tipo de ambiente.

Gatos - *Leopardus geoffroyi* o *Puma yagouaroundi*

Debido a la poca cantidad de signos registrados para estas especies, no se pudo evaluar ningún modelo. Se encontraron 3 heces de gatos en total, 2 en un chilcal y 1 en un palmar-chilcal. La mayoría

de las huellas (9 en total) fueron encontradas en lugares abiertos como pastizales y cantos rodados, a excepción de una que se encontró en un chilcal. La mayoría de los signos se encontraron en la región este del PNEP, la más cercana al río Uruguay (Figura 3.6).

3.3.3. Respuesta de la fauna exótica al fuego

Ciervo axis - *Axis axis*

El modelo seleccionado para la cantidad de heces del ciervo axis explicó el 7,14% de la variabilidad total de los datos. Se observó que la intensidad de uso es mayor en invierno que en primavera y verano, y en estos últimos mayor que en otoño (Figura 3.11). También se asoció con períodos fríos y secos (valores más bajos de ONI; Tabla 3.6). Su intensidad de uso fue mayor en sitios con bajo NDVI y con menor proporción de pastizal en su área de acción (Tabla 3.6). Se encontró que el uso de los ambientes dependió del período de muestreo. En los ambientes abiertos (canto rodado, pastizal, palmar-pastizal) la intensidad de uso fue menor y no cambió entre los dos períodos de muestreo (Figura 3.11). En los ambientes más cerrados, como los palmares con árboles tampoco se detectó diferencia entre los períodos de muestreo, pero en los chilcales y palmares-chilcales la intensidad de uso fue mayor en el período 2018-2019 con respecto al período 2017-2018 (Figura 3.11). En términos generales, se pudo observar que en los ambientes más densos (chilcales, palmares-chilcales y palmares con árboles) la intensidad de uso fue mayor que en los ambientes abiertos (canto rodado, pastizal y palmar-pastizal; Figura 3.11). Los gráficos diagnósticos de residuos se encuentran en el Anexo (Figura 8- Anexo).

Tabla 3.6. Modelo seleccionado para el número de heces de ciervo axis (*Axis axis*), con una distribución binomial negativa con función de enlace logarítmica. Valores de significancia: '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1. AIC modelo nulo =2998,8. AIC modelo final = 2819,1.

Variable	Coficiente \pm SD	LI (2,5%);LS(97,5%)
Intercepto: otoño, Canto Rodado, 2017-8	2,931 \pm 1,001**	0,969 ; 4,893
Invierno	1,626 \pm 0,138***	1,355 ; 1,897
Primavera	1,067 \pm 0,151***	0,771 ; 1,364
Verano	1,087 \pm 0,138***	0,816 ; 1,358
ONI	-0,900 \pm 0,094***	-1,085 ; -0,715
Pastizal	1,176 \pm 0,494*	0,208 ; 2,143
Palmar-Pastizal	0,248 \pm 0,646	-1,019 ; 1,514
Chilcal	1,238 \pm 0,499*	0,260 ; 2,216
Palmar-Chilcal	1,464 \pm 0,497**	0,490 ; 2,439
Palmar con árboles	1,754 \pm 0,520***	0,735 ; 2,773
Período 2018-9	-0,526 \pm 0,364	-1,239 ; 0,187
NDVI400m	-4,194 \pm 1,280**	-6,703 ; -1,686
Proporción de pastizal	-0,045 \pm 0,016**	-0,076 ; -0,013
Pastizal:2018-9	0,770 \pm 0,415.	-0,044 ; 1,584

Palmar-Pastizal:2018-9	0,749 ± 0,543	-0,316 ; 1,815
Chilcal:2018-9	1,412 ± 0,404***	0,621 ; 2,204
Palmar-Chilcal:2018-9	1,185 ± 0,395**	0,412 ; 1,958
Palmar con árboles:2018-9	0,948 ± 0,414*	0,137 ; 1,759

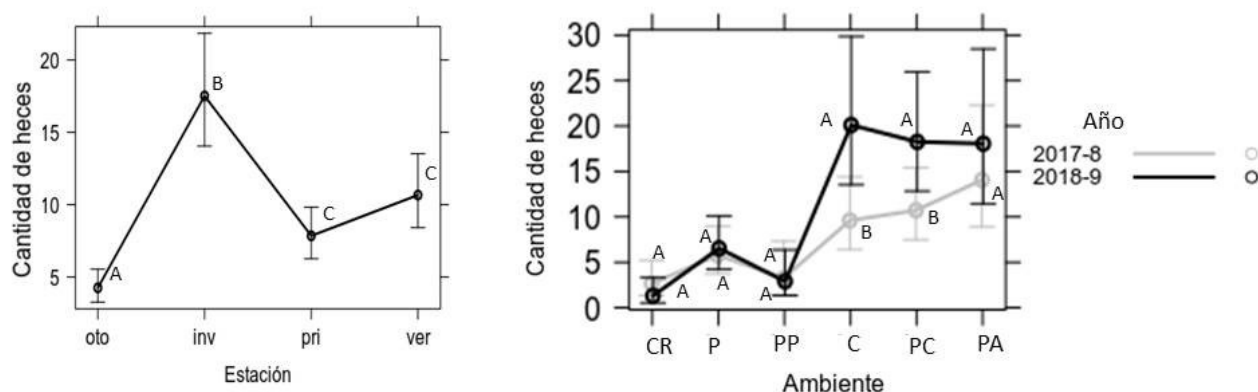


Figura 3.11. Izquierda: Cantidad de heces promedio de ciervo axis y su desvío estándar predichas por el modelo, manteniendo el resto de las variables controladas para la estación del año. Letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0,05$) en las comparaciones de Tukey. Derecha: Cantidad de heces promedio de ciervo axis y su desvío estándar predichas por el modelo, manteniendo el resto de las variables controladas para la interacción entre el ambiente y el período de muestreo. Letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0,05$) en las comparaciones de Tukey entre los distintos años de muestreo para un mismo ambiente. CR: Canto Rodado, P: Pastizal, PP: Palmar-Pastizal, C: Chilcal, PC: Palmar-Chilcal, PA: Palmar con árboles.

Jabalí - *Sus scrofa*

Para el jabalí se modeló la presencia-ausencia de la especie ya que fue una especie rara de encontrar y no se contaba con suficientes datos de heces para estudiar su intensidad de uso. El grado de concordancia del modelo seleccionado fue discreto, con un índice kappa de 0,40. La probabilidad de presencia del jabalí fue mayor en otoño e invierno con respecto a primavera y verano (Figura 3.12) y se asoció a sitios con baja cobertura de pastizales y de palmares-chilcales dentro de su área de acción (Tabla 3.7). Los gráficos diagnósticos de residuos se encuentran en el Anexo (Figura 9- Anexo).

Tabla 3.7. Modelo seleccionado para la ocurrencia de jabalí (*Sus scrofa*), con una distribución binomial con función de enlace "logit". Valores de significancia: '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1. AIC modelo nulo = 272.98. AIC modelo final = 246.32.

Variable	Coefficiente ± SD	LI (2,5%) ; LS (97,5%)
Intercepto: otoño	0,945 ± 0,701	-0,429 ; 2,319
Proporción de pastizal	-0,128 ± 0,029***	-0,185 ; -0,072
Invierno	-0,011 ± 0,421	-0,836 ; 0,813
Primavera	-1,081 ± 0,513*	-2,086 ; -0,076
Verano	-1,720 ± 0,612**	-2,920 ; -0,520
Proporción de palmar-chilcal	-0,059 ± 0,019**	-0,096 ; -0,021

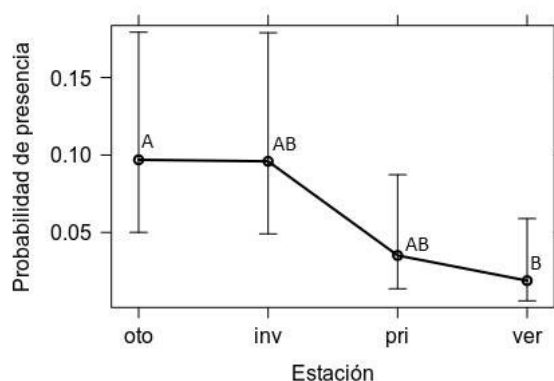


Figura 3.12. Probabilidad de presencia de jabalí y su desvío estándar predichas por el modelo, manteniendo el resto de las variables controladas. Letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0,05$) en las comparaciones de Tukey.

A pesar de la asociación negativa con la cobertura de palmar-chilcal por medio del modelo seleccionado, la cantidad de signos encontrados en este tipo de ambientes fue de las más altas, junto con los chilcales (Figura 3.13).

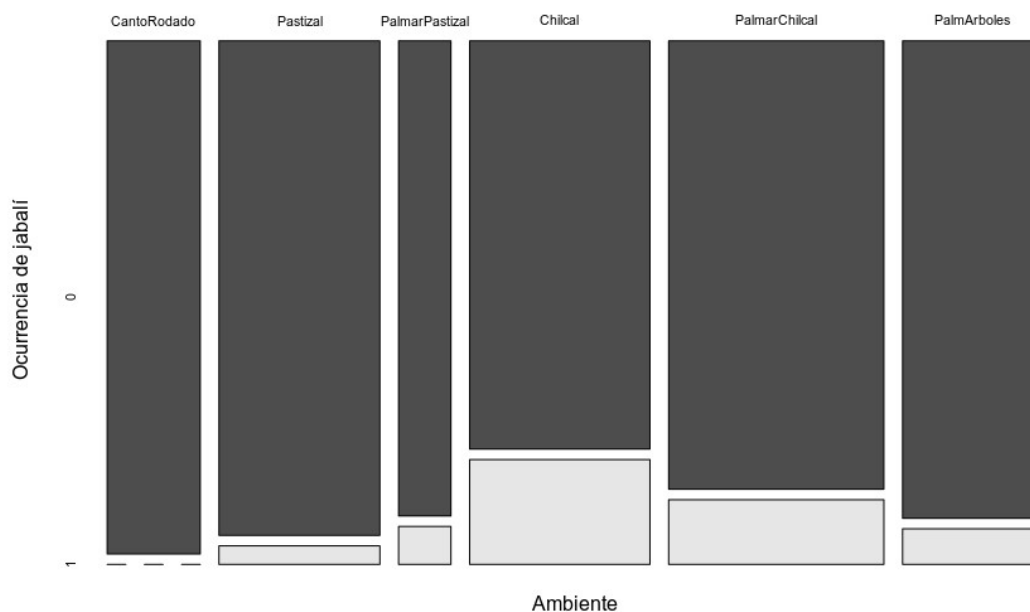


Figura 3.13. Proporción de ocurrencia de jabalí en los distintos ambientes. El ancho de las columnas es proporcional a la cantidad de sitios relevados de cada tipo de ambiente.

3.4. Discusión

En términos generales la aplicación de quemas prescritas no tuvo efecto sobre el uso de hábitat de la fauna de mediano y gran porte del Parque Nacional El Palmar en el mediano plazo (2 a 6 años). Sin embargo, algunas de las especies nativas (ñandú, carpincho y zorros) se vieron afectadas a corto plazo por el incendio de 2018 o por la frecuencia de fuego histórica. En cambio, las dos especies exóticas no mostraron relación directa con ninguna variable de fuego.

En cuanto a la primera hipótesis, se observó que de las especies nativas, el ñandú respondió positivamente a los efectos inmediatos del fuego utilizando mayormente sitios con mayor frecuencia de fuegos (Tabla 3.3) y con pocos años desde el último fuego (Tabla 3.4), por lo que podría estar aprovechando condiciones post-fuego de la vegetación, como el rebrote de pastos, la mayor abundancia de hierbas latifoliadas (Policelli et al., 2019) y la apertura de los ambientes que facilita su desplazamiento y vigilancia (García Erize & Gómez Villafañe, 2016; Thornton, 2020). Observando la disposición espacial de los registros de uso del ñandú, se ve que hay una mayor presencia de la especie en el área que se quemó en 2015 y luego se incendió en 2018 (Figura 3.6), lo que coincide con resultados de ambos modelos de intensidad de uso (Tabla 3.3 y 3.4). Además, en esta misma zona del PNEP es donde se han encontrado los nidos activos (Figura 3.4).

Por otro lado, la intensidad de uso del ñandú fue menor en el segundo período de muestreo con respecto al 2017-2018 (Tabla 3.3 y 3.4). Esto puede deberse a que en el verano de 2019 hubo menos frutos de la palmera yatay disponibles en el suelo que en el verano de 2018 (observación personal) y este fruto es uno de los ítems más frecuentemente encontrado en sus heces (Olmedo Masat et al., 2011). En esta misma línea, se los encontró con más frecuencia en sitios cercanos a los apostaderos y observamos las semillas de maíz, que utilizan los cazadores como cebo, en las heces de ñandú en nuestros muestreos, por lo que podrían estar aprovechando este recurso abundante. El ñandú es una especie que se adapta a los cambios en el ambiente producto de actividades antrópicas y aprovecha los nuevos recursos disponibles (Bellis et al., 2004; García Erize & Gómez Villafañe, 2016; Reboreda & Fernández, 2005; Martella & Navarro, 2006). Por otra parte, al igual que otros autores (Bellis et al., 2008; García Erize & Gómez Villafañe, 2016; Thornton, 2020) se ha encontrado una mayor intensidad de uso de ambientes abiertos, como los pastizales y pajonales (Tabla 3.3), pero evitando sitios con muy poca vegetación, como son los ambientes con canto rodado (Tabla 3.4). Posiblemente, esto se deba a que en esta última categoría se incluye también sitios con suelo desnudo o antropizados, como los caminos turísticos e instalaciones del parque.

El carpincho fue la única especie en donde se detectó un cambio de uso de hábitat en los sitios que se incendiaron en 2018 dependiendo de la estructura de la vegetación afectada. Su uso de hábitat en los pastizales no cambió en relación a si estaba quemado o no y siguió siendo mayoritario el uso de esta fisonomía con respecto a los chilcales y montes (Figura 3.8). Esto puede deberse a la rápida recuperación de los pastizales y hierbas, que un mes después del incendio cuando se realizó el muestreo de fauna, sólo se notaba el paso del fuego en las bases carbonizadas de los pastos (observación personal). En los montes tampoco hubo un cambio en la intensidad de uso por parte del carpincho, que continuó siendo baja debido a que no usan frecuentemente este tipo de vegetación y además el fuego no modificó estos ambientes (observación personal). En cambio, en los chilcales sí se observó un cambio en su fisonomía luego del incendio (ver capítulos 2.4.1 y 2.4.2), y si bien las chilcas rebrotan con rapidez, el ambiente queda mucho más abierto. Es por esto que el uso de los chilcales incendiados fue menor al de los chilcales no quemados, posiblemente porque ya no usaban estos

ambientes para refugiarse y descansar. Cabe mencionar que si bien disminuyó la intensidad de uso de los chilcales en particular, el carpincho fue una de las especies más abundantes en el PNEP (Figura 3.6). Del mismo modo, la mayor intensidad de uso se observó en áreas abiertas como el palmar pastizal (Tabla 3.5), mostrando que la apertura de la vegetación puede ser beneficiosa para esta especie. Para esta especie se ha descripto que sus áreas de acción se caracterizan por presentar pastizales cercanos a cuerpos de agua (Corriale et al., 2013; Herrera & Macdonald, 1989).

La mayor intensidad de uso de los carpinchos se asoció a valores bajos de ONI, que representan condiciones de frío y sequía. Esto puede deberse a que cuando hay bajas temperaturas, los carpinchos suelen estar fuera del agua y se alejan más de los cuerpos de agua para refugiarse del frío en la vegetación (Corriale et al., 2013). A su vez, se observó que en el período 2017-8, caracterizado por presentar condiciones de Niña, se encontró una menor intensidad de uso que el período 2018-9, caracterizado por condiciones de Niño. Esta última asociación puede deberse a que en este segundo período se observó un aumento del caudal de los arroyos y del río Uruguay, lo que podría beneficiar a este animal con una relación tan estrecha con el agua (Corriale et al., 2013; Bolkovic et al., 2019). Esto también se vio reflejado en que hubo mayor intensidad de uso de sitios cercanos al río Uruguay y a los arroyos permanentes (Tabla 3.5; Figura 3.6). Al contrario de lo observado para el ñandú, la intensidad de uso del carpincho fue menor en sitios cercanos a los apostaderos (Tabla 3.5). Los cebaderos de los apostaderos están en tachos elevados del suelo, con lo que los carpinchos no podrían acceder al maíz. Por otro lado, esta asociación negativa sugiere que la especie podría evitar acercarse a los apostaderos por miedo a los ruidos de disparo durante las noches de caza.

Las especies de zorro se vieron afectadas negativamente por la frecuencia del fuego (Tabla 3.6). Esto concuerda con la distribución de la ocurrencia de las especies, donde se observa que en la parcela 3 quemada en 2015 e incendiada en 2018, y la zona más frecuentemente quemada históricamente (Figura 2.12), fue la que menos proporción de uso mostró (Figura 3.6). Esto puede deberse a que la alta frecuencia de quemas no permite que sus presas, como las comunidades de micromamíferos, se recuperen luego del fuego (Haslem et al., 2011; Kelly et al., 2010). En particular, en el PNEP, Marconi y Kavetz (1986) observaron que inmediatamente luego del fuego no se detectaban roedores en las áreas quemadas, pero con el tiempo los ambientes quemados fueron colonizados por las distintas especies, pudiendo alcanzar, luego de 8 años, la máxima abundancia y diversidad específica que ocurre en ambientes no quemados. En este estudio, los relevamientos de fauna fueron entre los 2 y 6 años luego del fuego, por lo que las comunidades de roedores pueden no haber llegado a su máxima abundancia. De todos modos, otros items importantes en la dieta oportunista de los zorros suelen ser otros vertebrados pequeños, como anfibios, reptiles y aves, y en muchos estudios se sugiere que estos grupos no son afectados por el fuego o colonizan las áreas quemadas poco tiempo después del fuego (Kuchinke et al., 2020; Sutton et al., 2013). Por otro lado, los zorros mostraron una gran amplitud en el uso de los ambientes, ya que se detectó a estas especies en todos los tipos de vegetación, por lo que al momento de la quema estas especies podrían refugiarse en cualquier tipo de ambiente no quemado.

La disminución de la presencia de zorros entre el primer y segundo período de muestreo (Tabla 3.6) puede deberse a que a partir de febrero-marzo del 2018 empezaron a detectarse individuos de la especie *Cerdocyon thous* con moquillo y hubo una gran disminución de sus avistajes durante el verano de 2018. Ya para el verano de 2019, los avistajes de zorros comenzaron a aumentar. Esta facilidad para ver a los zorros, en particular al zorro de monte, se vio reflejada en el modelo 2, donde se los encontró más frecuentemente en sitios cercanos a los caminos turísticos (Tabla 3.6). Esto se debe a que los zorros de monte están acostumbrados a la presencia humana y suelen husmear los tachos de basura en los miradores, atraídos además porque las personas suelen darles de comer (observación personal).

La corzuela parda está en muy baja abundancia en el PNEP, aunque se la encontró distribuida por todos los ambientes y en todas las estaciones del año (Figura 3.6). Si bien se las detectó en todos los tipos de ambiente, usó más frecuentemente los chilcales y palmares-chilcales (Figura 3.10). Esto concuerda con su gran plasticidad ecológica y su gran adaptabilidad a ambientes perturbados (Juliá et al., 2019; Parera, 2018).

En cuanto a los felinos, el bajo número de signos encontrados no permitió elaborar ningún modelo y esto puede deberse a que también se encuentran en baja abundancia dentro del PNEP o la metodología y diseño de muestreo utilizado. En particular, los gatos monteses suelen defecar en plataformas, horquetas o cavidades de árboles (Guidobono et al., 2016; Pereira et al., 2005) y nosotras buscamos las fecas únicamente en el suelo. Además, los gatos usan sitios boscosos para refugiarse (Parera, 2018), y nosotras no muestreamos el ambiente de bosque ribereño debido a que no es un ambiente que se trata con las quemas. En esta línea, observamos que hubo mayor cantidad de signos en las transectas más cercanas a la costa del río Uruguay donde se desarrolla la selva más tupida del PNEP (Figura 3.6).

En cuanto a la segunda hipótesis, no encontramos evidencias de que las quemas prescriptas impacten negativamente en las especies de fauna exótica de ciervo axis y jabalí, por lo menos en el mediano plazo. Para ambas especies no fueron relevantes ninguna de las variables relacionadas con fuego, ya sea referente a las quemas prescriptas, al régimen de fuego o al incendio natural.

La intensidad de uso de estas especies exóticas estuvo relacionada con la estacionalidad, las condiciones climáticas y a los ambientes (Tablas 3.7 y 3.8). La mayor intensidad de uso del ciervo axis se observó con bajos valores del ONI (Tabla 3.7), relacionados a condiciones de frío y sequía para esta región, un patrón similar al encontrado para los carpinchos. Al igual que los carpinchos esta especie habita sitios cercanos a cuerpos de agua (Duckworth et al., 2015; Mishra, 1982), por lo que quizás en tiempos de sequía deben alejarse de los arroyos y ríos en busca de pasturas y por eso detectamos más signos en zonas altas del PNEP. El uso de los distintos tipos de ambientes dependió del período de muestreo, aumentando la intensidad de uso de los chilcales y palmares-chilcales en el período 2018-9 con respecto al 2017-8 (Figura 3.11). Esto también podría asociarse con las condiciones del clima, ya

que el año 2018-9 presentó condiciones de Niño, con mayor calor y humedad, por lo que la especie podría haber buscado refugio del calor en esta vegetación más densa. Por otro lado, su intensidad de uso fue mayor en sitios con menos NDVI promedio pero al mismo tiempo con baja proporción de pastizal dentro de su área de acción (Tabla 3.7). Estos resultados en apariencia contradictorios podrían entenderse a la luz de que el ciervo axis se lo ha descrito utilizando ambientes de interfase, alimentándose en pastizales pero siempre cercanos a zonas arboladas (Duckworth et al., 2015).

Similarmente, el jabalí usó tanto ambientes abiertos, como los pastizales, como más cerrados, como los palmares-chilcares. (Tabla 3.8), reflejando la gran plasticidad de uso de ambientes que tiene esta especie (Tesis Ballari 2014). Sin embargo, al igual que lo encontrado por Ballari (2014), el jabalí utilizó mayormente los chilcales y palmares-chilcales. Esta asociación con ambientes más cerrados puede explicarse por la ausencia de glándulas sudoríparas en esta especie, que la hace dependiente de buscar sombra, sobre todo en las estaciones más cálidas del año (Rosell et al., 2001; Dexter, 2003).

La gran abundancia del ciervo axis y la rareza del jabalí coincide con lo encontrado por Gürtler et al. (2017), que observó que el Plan de Control de Mamíferos Exóticos Invasores (PCMEI) ha sido eficiente en controlar la población del jabalí, que ha llegado a estabilizarse en valores bajos de abundancia, pero no así con el ciervo axis, que registró un incremento de su población con los años (Gürtler et al., 2017). En su distribución nativa, las densidades de ciervo axis respondieron positivamente a mayores niveles de protección, calidad del forraje, presencia de terreno llano y disponibilidad de agua (Kumar, 2010), todas condiciones dadas dentro del PNEP.

Debido a la baja detección de algunas de las especies (corzuela parda, jabalí, zorros, felinos), sería útil realizar modelos de ocupación donde se pueda modelar la probabilidad de detección de cada una de ellas. Por otro lado, el bajo porcentaje de poder explicativo de los modelos realizados, puede deberse a que las variables elegidas para explicar las variaciones del uso de hábitat o la ocurrencia de las especies fueron insuficientes. Al tratarse de muchas especies distintas con requerimientos de hábitat específicos, sería interesante poder estudiar a cada una de las especies más en profundidad en relación a su respuesta a corto y largo plazo al fuego, sobretodo para las especies nativas como la corzuela parda, el carpincho, los zorros y los felinos, que aún no cuentan con estudios específicos dentro del PNEP.

En cuanto a la posible competencia de las dos especies de ciervos que habitan en el PNEP, se observó que ambas especies estuvieron presentes en todos los ambientes y distribuidas por todo el área relevada (Figura 3.6), por lo que no parecería haber una segregación espacial de la corzuela parda y el ciervo axis. Sería de interés estudiar en un futuro si existe segregación temporal y si existen dentro del PNEP comportamientos agresivos entre estas dos especies.

En conclusión, de las especies de fauna nativas que han evolucionado con el disturbio del fuego, el ñandú fue la especie que parece beneficiarse de las nuevas condiciones generadas por el fuego, como la apertura de la vegetación y el rebrote de pastos y hierbas. La zona noroeste del PNEP, que presenta mayor frecuencia de quema y menor tiempo desde el último fuego, fue la zona más intensamente

usada por esta especie, y además, la zona más elegida por esta ave para nidificar. Para el resto de las especies nativas sería importante profundizar en el efecto de las quemas prescritas, ya que por ejemplo los zorros mostraron una asociación negativa con las áreas frecuentemente quemadas. Esto podría sugerir que para esta especie es necesario un tiempo de recuperación de la vegetación largo, que podría ser de unos 8 a 10 años. En cuanto a las especies exóticas, no se pudo detectar que fueran afectadas por el fuego, pero la asociación de ambas especies con los ambientes más cerrados (chilcales y montes) puede sugerir que en el largo plazo, con una continuación del plan de manejo del fuego y un retroceso en el avance de las chilcas, podría perjudicar a estas especies disminuyendo la disponibilidad de refugio en el PNEP.

CAPÍTULO 4

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES DE MANEJO

4.1. Discusión general

La invasión de arbustos es un fenómeno que ocurre en varias partes del mundo, la cual cambia la fisonomía de la vegetación y la composición de especies de pastizales con efectos ecológicos negativos e impactos económicos (Altesor et al., 2006; Bond, 2008; Scholes & Archer, 1997). Las quemas prescritas se usan comúnmente para restaurar los sistemas de pastizales y puede producir diferentes efectos dependiendo del tipo de vegetación dominante (Higgins et al., 2008; Hoffmann et al., 2003; Lawes & Clarke, 2011). El fuego ha estado moldeando ecosistemas durante cientos de millones de años, ayudando a dar forma a la distribución global de biomas y a mantener la estructura y función de las comunidades propensas a incendios (Bond & Keeley, 2005). Pero al mismo tiempo el fuego es un fenómeno complejo, que tiene un gran impacto en el ambiente y del cual todavía quedan muchas preguntas por responder. La preservación de los sistemas naturales implica necesariamente una paradoja, ya que buscamos preservar sistemas que cambian (White & Bratton, 1980). El manejo estratégico de este disturbio implica una relación de compromiso entre mantener baja la carga de combustible para evitar incendios descontrolados y permitir que haya zonas con una larga recuperación post-fuego donde se desarrollen estructuras complejas y maduras en la vegetación (Haslem et al., 2011). La amplia gama de respuestas al fuego posibles según la especie hace que las generalizaciones sean un desafío. Por lo que, un programa de quemas que promueva la heterogeneidad, incluida la quema en múltiples temporadas dentro del rango histórico de variabilidad, probablemente beneficiará a la mayor cantidad de especies de pastizales (Knapp et al., 2009).

En términos generales, las quemas prescritas aplicadas en el Parque Nacional El Palmar (PNEP) entre 2013 y 2015, no produjeron un cambio en el tipo de ambiente vegetal presente en cada sitio, sin embargo, en el mediano plazo (a partir de los cuatro años post-fuego) podría favorecerse a los pastizales por sobre los chilcales. El fuego estaría ayudando a mantener las zonas donde históricamente hubo pastizal como pastizales y controlaría el avance de los chilcales y árboles, teniendo su mayor efecto en las interfases entre los distintos ambientes.

De las especies de fauna nativa, el ñandú mostró una asociación positiva con los cambios en la estructura de la vegetación producidos por este disturbio. En la zona noroeste del PNEP, donde históricamente hubo mayor frecuencia del fuego y en la actualidad hay mayor extensión de pastizales, es donde encontramos la mayor intensidad de uso de esta especie, incluido la elección de esta área para nidificar. Para el resto de las especies no se detectó un efecto del fuego sobre su uso del hábitat o su ocurrencia en el mediano plazo, a excepción de los zorros, que evitaron áreas que frecuentemente

se quemaban, lo que sugiere que los cánidos necesitarían de mayor tiempo entre disturbios o que sería necesario que haya zonas del parque que cuenten con varios años sin quemarse para que les sirva como refugio. En un estudio realizado en sabanas de eucaliptos en Australia con hasta 100 años post-fuego, encontraron que había atributos de la vegetación importantes para la fauna que se recuperaban a partir de los 30-60 años desde el último fuego (Haslem et al., 2011).

La fauna exótica del PNEP se asoció negativamente con la mayor proporción de pastizal dentro de sus áreas de acción e hizo uso intenso de los chilcales, por lo que la arbustificación de los pastizales puede ser un factor que ayude a la invasión del ciervo axis y el jabalí en el lugar. A largo plazo, las quemas prescritas podrían ayudar a controlar a las poblaciones de ciervo axis y jabalí dentro del PNEP, al disminuir la disponibilidad de sus hábitats óptimos. También es importante que se sostenga el Plan de Control de Mamíferos Exóticos, para mantener en densidades bajas la población del jabalí y revisar la metodología para el caso del ciervo axis, que tiene una abundancia muy alta en el parque y parece seguir creciendo (Gürtler et al., 2017).

A pesar de la necesidad de combatir el avance de las chilcas sobre los pastizales, es importante remarcar que los arbustales también son parte del ecosistema y fueron utilizados por la fauna, incluso hasta para construir nidos por parte del ñandú. Sería entonces necesario mantener la heterogeneidad de ambientes para así tener una mayor disponibilidad de recursos y condiciones y mantener una alta diversidad de especies (Bazzaz, 1975; Ferreguetti et al., 2017; MacArthur & MacArthur, 1961).

En cuanto al objetivo de control de invasión de especies leñosas invasoras del Plan Trienal de Quemias Prescritas, cabe mencionar que en las zonas donde se ubicaron las parcelas de quema no hay una gran invasión de especies leñosas, por lo que este objetivo no se pudo evaluar. La invasión de árboles exóticos (principalmente *Ligustrum* y *Crataegus*) es crítico en la zona de la selva ribereña que acompaña el río Uruguay y la zona de la antigua estancia, y en donde se encuentran los edificios administrativos y zona de acampe en la actualidad, por lo que aplicar fuego en esta zona no sería factible. Habría que plantear otro método, como el anillado, para tratar esa invasión. En el 2008 se hizo una quema en verano de alta intensidad en un área pequeña al este de la parcela 1 (Figura 1.4) para combatir el avance del *Crataegus*. Los arbustos de *Crataegus monogyna* no son resistentes al fuego (Fichtner & Wissemann, 2021; Hegi, 1923) y se queman fácilmente. A menudo logran rebrotar (Michielsen et al., 2017), pero no se benefician del fuego en términos de producción de plántulas (Esposito et al., 2014). Por lo que, el fuego podría ser utilizado para combatir eficientemente el avance desde el este del PNEP de especies leñosas como el *Crataegus*. Para las zonas severamente invadidas por leñosas exóticas podría utilizarse una metodología mixta, con desmonte con maquinaria pesada y luego la quema. En muchas sabanas templadas se hace un manejo con quemias prescritas en combinación con otras acciones, incluido el control mecánico y químico, y el pastoreo del ganado (Ansley et al., 2010; Bassett et al., 2020; Readhead et al., 2019).

4.2. Propuesta de manejo del fuego para el Parque Nacional El Palmar

La gestión del fuego en el Parque Nacional El Palmar debe basarse en un sólido conocimiento ecológico y un enfoque pragmático que se adapte a las limitaciones dentro de las cuales deben operar los brigadistas y guardaparques. Basándonos en los resultados de esta tesis y de estudios anteriores hechos por otras personas proponemos el siguiente manejo del fuego.

Para favorecer los pastizales recomendamos quemar áreas grandes, de 300 - 500 ha, con un tiempo de requema promedio de entre 5 a 10 años, y cada tratamiento constaría de la quema de cada parcela 2 años seguidos. Es importante que las quemas no sean de pequeña escala (< 50 ha) ya que no serían eficaces para controlar la invasión de arbustos, porque las poblaciones de chilcas pueden ser sostenidas por semillas que llegan dispersadas por el viento desde hábitats cercanos no quemados (Galíndez et al., 2013).

Sería necesario una requema del mismo sitio en un intervalo no mayor a tres años para disminuir la cantidad de frutos de chilcas disponibles en el banco de semillas del suelo, ya que Galíndez et al. (2013) observó que luego de 2 años la viabilidad de las semillas disminuye drásticamente y el fuego mata al 53% en promedio de las semillas de chilcas presentes en el suelo. Luego, las plántulas que puedan germinar, en su mayoría de la especie *B. dracunculifolia*, podrían morir o ser debilitadas por las quemas subsiguientes antes de que lleguen a su madurez sexual a los 2-3 años (Galíndez et al., 2013). El fuego de baja intensidad aplicado mientras las semillas aún están en la planta y aplicado durante solo 1 a 2 años puede ayudar a reducir la población de arbustos (Akçakaya et al., 2007; Pyke et al., 2010; Simmons et al., 2007). *A. buniifolius* y *B. glutinosa* se regeneran por rebrote y el mayor establecimiento de plántulas en la estación reproductiva posterior al fuego (Policelli et al., 2019; Galíndez et al., 2013), por lo que si se quema al año siguiente se pueden controlar a los retoños y debilitar a los adultos. Además, posiblemente se necesiten fuegos más intensos, como los que se dan bajo condiciones naturales en verano, para llegar a matar a los individuos adultos y cuando la mayor parte de las semillas que se encuentran en el suelo (Galíndez et al., 2013; Knapp et al., 2009; Pyke et al., 2010).

Por lo que nosotras sugerimos un manejo mixto con quemas prescritas y fuegos naturales. Se podrían realizar quemas controladas en parches de 300-500 ha para reducir la cantidad de combustible, sobre todo en sitios que no se queman hace más de 10 años. Se podría permitir que ardan los fuegos naturales provocados por rayos a fines del verano y que sean monitoreados por si hace falta controlarlos; la supresión de incendios debería ocurrir sólo si el fuego se vuelve demasiado grande (>700 ha), se inicia durante la primavera o llega a algún límite del parque. Es importante tener en cuenta la época del año en que ocurra el incendio natural, tratando de evitar los meses de puesta e incubación de huevos de las aves de pastizal, por ejemplo, de octubre a diciembre para el ñandú (Reboreda & Fernández, 2005). Pero para fines de verano (febrero y marzo) pueden ser buenas condiciones para lograr un fuego más intenso y no dañar a la fauna. Esta estrategia flexible de manejo

de pastizales incluyendo quemas controladas e incendios naturales, ha sido propuesta para otros Parques Nacionales en otras partes del mundo (Ramos-Neto & Pivello, 2000; Van Wilgen et al., 2004; Van Wilgen, 2013). Sería importante, a su vez, plantear un manejo adaptativo (Holling, 1978; Rist et al., 2012) en donde se monitoreen los efectos de las quemas o incendios y evalúen si los resultados se ajustaron a lo esperado y si es necesario reformular metodologías o el marco conceptual (Van Wilgen, 2013).

En vista del inminente cambio climático, la utilización de quemas prescritas puede ser utilizada para preparar de manera efectiva este ecosistema para los cambios venideros en los regímenes de incendios y ayudar a mantenerlo a largo plazo (Bowman et al., 2020; Rocca et al., 2014; Brian W. Van Wilgen, 2013). Se predice que el cambio climático afectará la frecuencia, la intensidad, la duración y el momento de los incendios, incluidos los eventos extremos de incendios, y podría hacer que los incendios sean los principales agentes de cambio en algunos ecosistemas (Jones et al., 2022; Running, 2006; Westerling et al., 2006). Las predicciones de mayores sequías y temporadas de incendios más prolongadas han llevado a predicciones de una mayor actividad de incendios, mayores amenazas a los valores humanos y ecológicos, y posibles reacciones climáticas a través del aumento de las emisiones (Running, 2006; Westerling et al., 2006). El análisis de los efectos del fuego en los ecosistemas es uno de los componentes principales para hacer una evaluación integrada del riesgo de incendios y gestionarlos (Thompson & Calkin, 2011).

4.3. Consideraciones finales

Para mejorar el manejo del fuego en el Parque Nacional El Palmar se necesitaría más información de cómo responden los distintos grupos faunísticos al fuego en el corto plazo, y cómo interaccionan el fuego y la herbivoría en esta área. Si bien en esta tesis no se midió el efecto de la interacción entre el fuego y la herbivoría sobre la vegetación, es importante tenerla en cuenta para entender nuestros resultados y para futuros estudios. Los mamíferos medianos y grandes son de gran importancia ya que su actividad tiene efectos directos e indirectos sobre la vegetación y sobre otras especies animales a través de la herbivoría, dispersión de semillas y el consumo de presas (Dirzo & Miranda, 1990; Miller et al., 2012; Ripple et al., 2014). Según Archer (1994), el pastoreo posee un rol importante en el balance entre los componentes herbáceos y leñosos de la vegetación, pudiendo abrir nichos para el establecimiento de arbustos al reducir la biomasa y, por lo tanto, la competencia de los pastos. Varios autores han documentado una invasión de arbustos en pastizales de zonas áridas y semiáridas y han señalado al sobrepastoreo como una de las principales causas (Archer et al., 2017; León & Aguiar, 1985; Perelman et al. 1997; Van Auken, 2000; Gibbens et al., 2005). Cuando los herbívoros consumen el pasto y remueven el combustible fino, la frecuencia de fuego disminuye (Archer et al., 2017; Baisan & Swetnam, 1990) y la abundancia de leñosas aumenta (Scholes & Archer, 1997). Al aumentar la lignificación del ambiente y la consecuente disminución de la cobertura de pastos, la ocurrencia del

fuego es cada vez menos probable y el reclutamiento de árboles ya no se ve limitado por el fuego, por lo que se genera una retroalimentación positiva (Scholes & Archer, 1997). En las sabanas templadas donde los animales que pastorean (domésticos o salvajes) tienen baja carga, el fuego puede operar más directamente para influir en las mixturas de árboles y pastos y puede ralentizar la dominación total de los árboles (Brudvig et al., 2011; Redhead et al. 2012; Scholes & Archer, 1997). En el PNEP, Galíndez (2008) informó que las especies de chilca *B. pingraea* y *B. dracunculifolia* no están presentes en áreas donde ocurren tanto la quema como el pastoreo. Por esto, sería interesante estudiar si hay consumo de chilcas con y sin fuego por parte del carpincho y el axis, que son las especies de fauna más abundantes del parque.

Hace varios años que se viene registrando un aumento en la población del ciervo axis a pesar de la implementación del Plan de Control de Mamíferos Exóticos Invasores (PCMEI) y se desconoce el impacto de esta especie exótica sobre los distintos componentes del PNEP (Sobral Zotta, 2016). Del mismo modo, la implementación del PCMEI fue eficaz en disminuir la caza furtiva de fauna nativa, pero en ausencia de predadores naturales como el puma (*Puma concolor*) y el yaguararé (*Panthera onca*), la población de carpinchos ha crecido mucho en los últimos años. La gran abundancia de herbívoros como el carpincho y el ciervo axis podrían estar ejerciendo una presión de sobrepastoreo sobre los pastizales, promoviendo la arbustificación. Un caso de sobrepastoreo de herbívoros nativos junto con exóticos fue documentado en Australia, donde la creciente población del canguro en los últimos años, en ausencia del control por predadores, junto con el conejo exótico, provocaron la reducción de riqueza de pastos y hierbas y una disminución de la cobertura de pastizales (Mills et al., 2020).

En cuanto a uno de los objetivos primarios de conservación del PNEP, la palmera *Butia yatay*, Lunazzi (2009) observó que uno de los principales factores que limita el crecimiento poblacional de la palmera yatay es la supervivencia de plántulas y el desarrollo de plántulas con hojas gramíneas y que en sitios recientemente quemados (menos de dos años) había mayor cantidad de plántulas de hojas compuestas en comparación al mismo sitio luego de cuatro años del incendio (Lunazzi, 2009). En otros estudios también se observó que los renovales de palmeras *B. yatay* se encontraban mayoritariamente en zonas disturbadas donde se abría la vegetación, ya sea por la acción de la generación de cortafuegos (Sobral Zotta, 2016) o por la aplicación experimental de herbicidas (FVSA, 2002). Si bien un fuego intenso puede destruir por completo a ejemplares jóvenes (Lunazzi, 2009), el efecto del fuego sobre los ejemplares adultos de yatay es limitado, y sólo alcanza a chamuscar la capa superficial de los estípites de los ejemplares sin afectar su yema apical, que rebrota rápidamente (APN, 2015). Por lo que las quemas podrían favorecer la germinación de las plántulas de palmera al abrir espacio y reducir la competencia con los pastos, pero el fuego no debería ser muy recurrente en una misma zona para permitir a las palmeras llegar a una altura que le permita sobrevivir a los fuegos.

Otro factor limitante para la población de la palmera yatay es la interferencia de las palmeras adultas en su propia regeneración (Lunazzi, 2009). La mortalidad de plántulas con hojas gramíneas fue mayor cerca (<4m) que lejos de las palmeras adultas y en especial durante años de escasas

precipitaciones (Lunazzi, 2009). Siendo que el fruto del yatay es uno de los ítems más encontrados en las heces del ñandú, nos preguntamos si esta ave puede actuar como dispersora de las semillas de yatay aumentando su probabilidad de supervivencia. Las semillas tardan por lo menos 8 meses en germinar pero se puede facilitar la germinación quebrando el endocarpio de sus frutos exponiendo a la semilla a condiciones favorables para la germinación (Cabral & Castro, 2007). Se ha observado que el ácido clorhídrico del tracto digestivo del ganado ablanda la testa de la semilla, acelerando su germinación (Cabral & Castro, 2007). Sin embargo, todavía no hay estudios sobre si el pasaje por las vías digestivas del ñandú daña a la semilla o favorecen la germinación de la palmera yatay.

Otro factor que ha cambiado desde que se realizaron estos estudios en la década del 2000 ha sido la disminución de la población de jabalí producto del plan de caza de mamíferos exóticos (Gürtler et al., 2016, 2017). En ese momento se registró una alta tasa de mortalidad de las plántulas con hojas compuestas de *B. yatay* a causa de la depredación principalmente por parte del jabalí (Lunazzi, 2009; Ballari, 2014). Por lo que restaría analizar si sigue siendo significativa la predación del jabalí sobre las plántulas para la supervivencia de la población de la palmera yatay.

En conclusión, la utilización de quemas controladas ha demostrado ser una buena herramienta para gestionar grandes áreas naturales en los casos en que los recursos económicos son limitados (Francos & Ubeda, 2021), reduciendo el riesgo de incendios y creando hábitats para la vida silvestre (Fernandes et al., 2013; Francos & Ubeda, 2021). En nuestro caso, si bien en el corto plazo la aplicación de un único evento de quema no fue suficiente para restaurar los pastizales del PNEP, mostraron resultados alentadores en cuanto a la disminución de la invasibilidad en los pastizales y palmares-pastizales, con la consecuente mejora y ampliación del hábitat del ñandú. Creemos que la continuación del plan de quemas puede tener resultados alentadores en el mediano y largo plazo.

El sapo y el primer fuego

Leyenda guaraní

Se cuenta que antiguamente los primeros guaraníes no tenían fuego, sufrían mucho en tiempo de frío y vivían comiendo sólo frutas silvestres porque no podían cocer sus alimentos. Algunas veces secaban la carne al sol por varios días y así, crudo, se lo comían. Pero cierto día un pequeño colibrí les trajo la noticia de que los Urubú (jotes) poseían el fuego y les comentó sobre la manera como ellos utilizaban el fuego para cocer sus alimentos.

Los guaraníes, en una gran reunión, decidieron enviar a uno de los más expertos guerreros para robarse el fuego de los Urubú, pero éste fracasó quemándose las manos cuando intentaba coger las brasas ardientes, lo propio le sucedió al segundo enviado, el señor Yerutí (una especie de paloma de color ceniciento), que intentaba prender en el extremo de su larga cola un poquito de llama e ir volando hasta los pastizales más cercanos para provocar un incendio, pero el plan no le funcionó porque las llamas de su cola crecieron tan rápido que no le dio tiempo para alcanzar los pastizales. El pobre Yerutí, viéndose envuelto en llamas se lanzó de picada al primer río que encontró. Dicen que por eso el Yerutí tiene la cola muy cortita y su hermoso plumaje de vistosos colores se volvió ceniciento, como lo es ahora.

Los fracasos sumaban y la preocupación cundía en toda la población. Fue entonces cuando el señor Kururú (sapo) se ofreció voluntariamente a enfrentar el desafío y pidió que le acompañara Kuaray (el sol). Cuando llegaron al territorio de los Urubú, el joven Kuaray dejó caer su cuerpo en tierra fingiendo estar muerto, cerca de ahí Kururú observaba oculto entre los matorrales. Los hambrientos Urubú, viendo desde las alturas el cuerpo de Kuaray, gritaron de alegría y descendieron tan pronto como pudieron. Rápidamente sacaron de sus bolsas unas piedritas que producían chispa para encender sus fogatas, pero...

- ¡Un momento, no se apresuren!- les reprendió uno de sus jefes, antes debemos examinar si realmente este sujeto está muerto.

Llamaron inmediatamente al señor mosca, experto en este tipo de diagnóstico, quien comenzó su labor introduciéndose por la boca y saliendo por las fosas nasales, luego por una de sus orejas para salir por la otra... Kuaray hacía el máximo esfuerzo para contener la respiración. Para satisfacción de los presentes, el señor mosca dijo:

- Señores, efectivamente el sujeto está muerto ... ¡Que comience la fiesta ...!

Los Urubú, encendieron la hoguera y comenzaron a danzar alrededor de la misma mientras tomaban su licor de frutas, momentos que ... aprovechó para empujar con su pie un pedazo de brasa que el sapo tragó, no sin antes suministrarse una gran cantidad de aire en su estómago y se escapó dando gigantescos saltos hasta llegar al lugar indicado donde arrojó la brasa y prendió el fuego. De esa manera los primeros guaraníes tuvieron fuego. Por eso cuando un sapo es molestado por los niños, éste se infla para recordarles lo que hizo para robarse la brasa de los Urubú y que gracias a él sus primeros abuelos tuvieron fuego, por eso los ancianos recomiendan respetarlo mucho.

fuelle: <http://www.bibmondo.it/att/luna/doc/fav1-es.html>

Bibliografía

- Abrahamson, W. G., & Abrahamson, J. R. (1996). Effects of a low-intensity winter fire on long-unburned Florida sand pine scrub. *Natural Areas Journal*, 16(3), 171–183.
- Agee, J. K. (1996). *Fire ecology of Pacific Northwest forests*. Island press.
- Akçakaya, H. R., Mills, G., & Doncaster, C. P. (2007). The role of metapopulations in conservation. En D. Macdonald & K. Service (Eds.), *Key topics in conservation biology* (1a ed., pp. 64–84). Blackwell Publishing Ltd.
- Alcasena, F. J., Ager, A. A., Salis, M., Day, M. A., & Vega-Garcia, C. (2018). Optimizing prescribed fire allocation for managing fire risk in central Catalonia. *Science of The Total Environment*, 621, 872–885.
- Alho, C. J. R., Campos, Z. M. S., & Gonçalves, H. C. (1989). Ecology, social behavior and management of the capybara (*Hydrochoeris hydrochaeris*) in the Pantanal of Brasil. En K. H. Redford and J. F. Eisenberg (eds.), *Advances in Neotropical mammalogy* (Pp. 163– 194). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Allan, G., Johnson, A., Cridland, S., & Fitzgerald, N. (2003). Application of NDVI for predicting fuel curing at landscape scales in northern Australia: can remotely sensed data help schedule fire management operations? *International Journal of Wildland Fire*, 12, 299–308.
- Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R. B., Sarasola, M., & Paruelo, J. M. (2006). Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17(3), 323. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)017\[0323:ecawgi\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)017[0323:ecawgi]2.0.co;2)
- Ansley, R. J., Pinchak, W. E., Teague, W. R., Kramp, B. A., Jones, D. L., & Barnett, K. (2010). Integrated grazing and prescribed fire restoration strategies in a mesquite Savanna: II. Fire behavior and mesquite landscape cover responses. *Rangeland Ecology and Management*, 63(3), 286–297. <https://doi.org/10.2111/08-172.1>
- APN. (1994). *Plan de Manejo Preliminar del PN El Palmar*. Documento preliminar para la discusión del Plan de Manejo del PN El Palmar.
- APN. (2004). *Plan de manejo del Parque Nacional Quebrada del Condorito y Reserva Hídrica Provincial de Achala* (p. 197). Administración de Parques Nacionales. <https://sib.gob.ar/archivos/plan-de-manejo-parque-nacional-condorito.pdf>
- APN. (2013). *Plan Trienal para la intervención con Quemias Prescriptas en el Parque Nacional El Palmar 2013-2015* (p. 16). Administración de Parques Nacionales.
- APN. (2015). *Plan de gestión del Parque Nacional El Palmar* (p. 376). Administración de Parques Nacionales. <https://sib.gob.ar/archivos/Plan de Gestion El Palmar Doc Final.pdf>
- APN. (2019). *Plan de Gestión del Parque Nacional Mburucuyá 2019 - 2029* (p. 166). Administración de Parques Nacionales. https://sib.gob.ar/archivos/pg_mburucuya.pdf
- Archer, S. (1994). Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: Rates,

- patterns and proximate causes. En M. Varva, W. Laycock, & R. Pieper (Eds.), *Ecological Implications of Livestock Herbivory in the West*. (pp. 13–68). Society of Range Management, Denver, Colorado.
- Archer, S. R., Andersen, E. M., Predick, K. I., Schwinning, S., Steidl, R. J., & Woods, S. R. (2017). Woody plant encroachment: causes and consequences. En D. D. Briske (Ed.), *Rangelands Systems. Processes, management and challenges* (pp. 25–84). Springer.
https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-46709-2_8
- Archer, S., Schimel, D. S., & Holland, E. A. (1995). Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂? *Climatic Change*, 29(1), 91–99. <https://doi.org/10.1007/BF01091640/METRICS>
- Augustine, D. J. (2003). Long-term, livestock-mediated redistribution of nitrogen and phosphorus in an East African savanna. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 137–149.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00778.x>
- Backéus, I. (1992). Distribution and vegetation dynamics of humid savannas in Africa and Asia. *Journal of Vegetation Science*, 3, 345–356. <https://doi.org/10.2307/3235759>
- Baisan, C. H., & Swetnam, T. W. (1990). Fire history on a desert mountain range: Rincon Mountain Wilderness, Arizona, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 1559–1569.
- Ballari, S. a. (2014). *El jabalí (Sus scrofa) en el Parque Nacional El Palmar , Entre Ríos: uso de hábitat , dieta , impactos y manejo*.
- Ballari, S. A., Cuevas, M. F., Ojeda, R. A., & Navarro, J. L. (2015). Diet of wild boar (Sus scrofa) in a protected area of Argentina: the importance of baiting. *Mammal Research*, 60(1), 81–87. <https://doi.org/10.1007/s13364-014-0202-0>
- Bazzaz, F. A. (1975). Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56:485-488.
- Bassett, T. J., Landis, D. A., & Brudvig, L. A. (2020). Effects of experimental prescribed fire and tree thinning on oak savanna understory plant communities and ecosystem structure. *Forest Ecology and Management*, 464, 118047.
- Batista, W. B., Rolhauser, A. G., Biganzoli, F., Burkart, S. E., Goveto, L., Maranta, A., Pignataro, A. G., Morandeira, N. S., & Rabadán, M. (2014). Las comunidades vegetales de la sabana del Parque Nacional El Palmar (Argentina). *Darwiniana*, 2(1), 5–38.
<https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.21.569>
- Bellis, L. M., Martella, M. B., Navarro, J. L., & Vignolo, P. E. (2004). Home range of greater and lesser rhea in Argentina: relevance to conservation. *Biodiversity and Conservation*, 13(14), 2589–2598.
<https://doi.org/10.1007/s10531-004-1086-0>
- Bellis, L. M., Pidgeon, A. M., Radeloff, V. C., St-Louis, V., Navarro, J. L., & Martella, M. B. (2008). Modeling habitat suitability for greater rheas based on satellite image texture. *Ecological Applications*, 18(8), 1956–1966.
- Bernad, L. (2012). El ñandú (*Rhea americana*) como controlador de malezas en cultivos agrícolas pampeanos. Trabajo de Tesis para optar al Título de Magister Scientiae en Manejo y Conservación

de Recursos Naturales para la Agricultura. Facultad de Ciencias Agrarias, UNMDP – Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, INTA. P.91

- Biganzoli, F. (2011). *Influencia de los incendios en la dinámica poblacional de dos arbustos dominantes en la sabana mesopotámica*. Tesis de Doctorado. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Biganzoli, F., Wiegand, T., & Batista, W. B. (2009). Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos*, 118(9), 1383–1395.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17349.x>
- Bilenca, D., & Miñarro, F. (2004). *Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina.
- BirdLife International. (2022). Rhea americana. En *The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T22678073A219615764*.
- Bisceglia, Silvina; Palacios, Rocío; Quiroga, Verónica A.; Arrabal, Juan Pablo; Cruz, Paula; De Angelo, Carlos; Cuyckens, Griet An Erica; Aprile, Gustavo (2019). *Herpailurus yagouaroundi*. En: SAYDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Blaum, N., Rossmanith, E., Popp, A., & Jeltsch, F. (2007). Shrub encroachment affects mammalian carnivore abundance and species richness in semiarid rangelands. *Acta Oecologica*, 31(1), 86-92.
- Blaum, N., Seymour, C., Rossmanith, E., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2009). Changes in arthropod diversity along a land use driven gradient of shrub cover in savanna rangelands: identification of suitable indicators. *Biodiversity and conservation*, 18, 1187-1199.
- Block, G., & Morrison, M. L. (2010). Large-scale effects on bird assemblages in desert grasslands. *Western North American Naturalist*, 70(1), 19-25.
- Bogucki, D. J., Bormann, F. H., Box, E. O., Bratton, S. P., Dolan, R., Dunn, C. P., Forman, R. T. T., Gruendling, G. K., Guntenspergen, G. R., Hayes, T. D., Knight, D. H., Leitner, L. A., Meentemeyer, V., Morrison, D., Nassauer, J. I., Odum, W. E., Pace, W. L. I., Remillard, M. M., Riskind, D. H., ... Westmacott, R. (1987). *Landscape heterogeneity and disturbance* (M. G. Turner (Ed.); 1a ed.). Springer-Verlag.
- Bolkovic, María Luisa; Quintana, Rubén; Cirignoli, Sebastián; Perovic, Pablo G.; Eberhardt, Ayelen; Byrne, Soledad; Bareiro, Ricardo ; Porini, Gustavo (2019). *Hydrochoerus hydrochaeris*. En: SAYDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Bond, W. J. (2008). What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 641–659.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411>
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 387–394.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Bond, W. J., & Van Wilgen, B. W. (1996). *Fire and Plants. Population and Community Biology Series*. (M.

- B. Usher, D. L. DeAngelis, & B. F. J. Manly (Eds.); 1a ed.). Chapman & Hall.
<https://doi.org/10.1007/978-94-009-1499-5>
- Bonta, M., Gosford, R., Eussen, D., Ferguson, N., Loveless, E., & Witwer, M. (2017). Intentional Fire-Spreading by "Firehawk" Raptors in Northern Australia. *Journal of Ethnobiology*, 37(4), 700–718.
<https://doi.org/10.2993/0278-0771-37.4.700>
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). Unconstrained ordination. *Numerical Ecology with R*, 151-201.
- Bowman, D. M. J. S., Balch, J., Artaxo, P., Bond, W. J., Cochrane, M. A., D'Antonio, C. M., Defries, R., Johnston, F. H., Keeley, J. E., Krawchuk, M. A., Kull, C. A., Mack, M., Moritz, M. A., Pyne, S., Roos, C. I., Scott, A. C., Sodhi, N. S., & Swetnam, T. W. (2011). The human dimension of fire regimes on Earth. *Journal of Biogeography*, 38(12), 2223–2236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02595.x>
- Bowman, D. M. J. S., & Johnston, F. H. (2005). Wildfire smoke, fire management, and human health. *EcoHealth*, 2(1), 76–80. <https://doi.org/10.1007/S10393-004-0149-8/FIGURES/2>
- Bowman, D. M. J. S., Kolden, C. A., Abatzoglou, J. T., Johnston, F. H., van der Werf, G. R., & Flannigan, M. (2020). Vegetation fires in the Anthropocene. *Nature Reviews Earth and Environment*, 1(10), 500–515. <https://doi.org/10.1038/s43017-020-0085-3>
- Bowyer, R.T., Kie, J.G., Ballenberghe, V.V. (1998). Habitat selection by neonatal black-tailed deer: climate, forage, or risk of predation? *Journal of Mammalogy* 79, 415–425.
- Bradstock, R. A., Bedward, M., Gill, A. M., & Cohn, J. S. (2005). Which mosaic? A landscape ecological approach for evaluating interactions between fire regimes, habitat and animals. *Wildlife Research*, 32, 409–423.
- Bradstock, R. A., Boer, M. M., Cary, G. J., Price, O. F., Williams, R. J., Barrett, D., Cook, G., Gill, A. M., Hutley, L. B. W., Keith, H., Maier, S. W., Meyer, M., Roxburgh, S. H., & Russell-Smith, J. (2012). Modelling the potential for prescribed burning to mitigate carbon emissions from wildfires in fire-prone forests of Australia. *International Journal of Wildland Fire*, 21(6), 629–638.
<https://doi.org/10.1071/WF11023>
- Bradstock, R. A., & Kenny, B. J. (2003). An application of plant functional types to fire management in a conservation reserve in southeastern Australia. *Journal of Vegetation Science*, 14(3), 345–354.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02160.x>
- Bran, D. E., Cecchi, G. A., Gaitán, J. J., Ayesa, J. A., & López, C. R. (2007). Efecto de la severidad de quemado sobre la regeneración de la vegetación en el Monte Austral. *Ecología Austral*, 17, 123–131.
- Brennan, A., Beytell, P., Aschenborn, O., Du Preez, P., Funston, P. J., Hanssen, L., ... & Naidoo, R. (2020). Characterizing multispecies connectivity across a transfrontier conservation landscape. *Journal of Applied Ecology*, 57(9), 1700-1710.
- Bravo, S., Giménez, A. M., Kunst, C., & Moglia, G. (2003). El fuego y las plantas. En C. Kunst, S. Bravo, & J. L. Panigatti (Eds.), *Fuego en los ecosistemas argentinos* (pp. 61–70). INTA, Buenos Aires.
- Briani, D. C., Palma, A. R. T., Vieira, E. M., & Henriques, R. P. B. (2004). Post-fire succession of small

- mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1023–1037.
<https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000014467.27138.0b>
- Briske, D. D. (2017). Rangeland Systems: Foundation for a conceptual framework. En D. D. Briske (Ed.), *Rangelands Systems. Processes, management and challenges*. (pp. 1–21). Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-46709-2_8
- Brockway, D. G., Gatewood, R. G., & Paris, R. B. (2002). Restoring fire as an ecological process in shortgrass prairie ecosystems: Initial effects of prescribed burning during the dormant and growing seasons. *Journal of Environmental Management*, 65(2), 135–152.
<https://doi.org/10.1006/jema.2002.0540>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Benthem, K. J. van, Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB: Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400.
<https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-066/index.html>
- Brown, M., & Sieg, C. H. (1999). Historical variability in fire at the ponderosa pine-Northern Great Plains prairie ecotone, southeastern Black Hills, south Dakota. *Ecoscience*, 6, 539–547.
- Brudvig, L. A., Blunck, H. M., Asbjornsen, H., Mateos-Remigio, V. S., Wagner, S. A., & Randall, J. A. (2011). Influences of woody encroachment and restoration thinning on overstory savanna oak tree growth rates. *Forest ecology and management*, 262(8), 1409–1416.
- Bruning, D. F. (1974). Social structure and reproductive behavior of the Greater Rhea. *Living Bird*, 13: 251–294.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65, 23–35.
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346–352.
- Cabral, A. C., De Miguel, J. M., Rescia, A. J., Schmitz, M. F., & Pineda, F. D. (2003). Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 145–152.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02139.x>
- Cabral, E. L., & Castro, M. (2007). *Palmeras Argentinas: guía para el reconocimiento*. LOLA.
- Cabrera, Á. L. (1953). Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista del Museo de La Plata*, 8(33), 87–168.
- Calfayan, L. M. (2021). Comparación morfológica de heces de Mazama gouazoubira y el ciervo introducido Axis axis (Cetartiodactyla: Cervidae). *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos*, 03(1), 1–6. <https://doi.org/10.31687/saremnms.21.7.2>
- Calfayan, L. M., Bonnot, G., & Gómez Villafañe, I. E. (2019). Case reports of common vampire bats Desmodus rotundus (Chiroptera: Phyllostomidae: Desmodontinae) attacking wild exotic mammals in Argentina. *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos*, 01(1), 001–006. <https://doi.org/10.31687/saremnms.19.0.05>
- Callicott, j. B., Crowder, L. B., & Mumford, K. (1999). Current Normative Concepts in Conservation.

- Conservation Biology*, 13(1), 22–35. <http://www.jstor.org/stable/2641561>
- Cano, P. D., & Leynaud, G. C. (2010). Effects of fire and cattle grazing on amphibians and lizards in northeastern Argentina (Humid Chaco). *European Journal of Wildlife Research*, 56(3), 411–420. <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0335-7>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Chaneton, E., Mazía, N., & Batista, W. (2012). Woody plant invasions in Pampa grasslands: a biogeographical and community assembly perspective. En R. W. Myster (Ed.), *Ecotones between forest and grassland* (pp. 115–144). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3797-0>
- Chia, E. K., Bassett, M., Leonard, S. W. J., Holland, G. J., Ritchie, E. G., Clarke, M. F., & Bennett, A. F. (2016). Effects of the fire regime on mammal occurrence after wildfire: Site effects vs landscape context in fire-prone forests. *Forest Ecology and Management*, 363, 130–139. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.008>
- Chuvieco, E. S. (2008). *Teledeteccion ambiental. La observación de la Tierra desde el Espacio* (3a ed.). Ariel.
- Cirignoli, Sebastián; Pereira, Javier A.; Varela, Diego (2019). *Cerdocyon thous*. En: SAYDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Cocke, A. E., Fulé, P. Z., & Crouse, J. E. (2005). Comparison of burn severity assessments using Differenced Normalized Burn Ratio and ground data. *International Journal of Wildland Fire*, 14(2), 189–198. <https://doi.org/10.1071/WF04010>
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales, *Educational and Psychological Measurement*, 20:3746.
- Collins, S. L. (1992). Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology*, 73(6), 2001–2006. <https://doi.org/10.2307/1941450>
- Comparatore, V., y Yagueddú, C. (2007). Diet of the Greater Rhea (*Rhea Americana*) in an agroecosystem of the flooding Pampa, Argentina. *Ornitologia Neotropical*, 18(2), 187–194.
- Congalton, R. G. (1991). A review of assessing the accuracy of classifications of remote sensed data. *Remote Sensing of Environment*. 37: 35-46.
- Congedo, Luca (2016). Semi-Automatic Classification Plugin Documentation. DOI: <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.29474.02242/1>
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310.
- Coppedge, B. R., Engle, D. M., Masters, R. E., & Gregory, M. S. (2001). Avian response to landscape change in fragmented southern Great Plains grasslands. *Ecological applications*, 11(1), 47–59.
- Corredor Llano, Xavier (2020). Cloud Masking plugin for QGIS 3. Version 20.5.29 URL: <https://plugins.qgis.org/plugins/CloudMasking/>

- Corriale, M. J., Muschetto, E., & Herrera, E. A. (2013). Influence of group sizes and food resources in home-range sizes of capybaras from Argentina. *Journal of Mammalogy*, 94(1), 19–28.
<https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-030.1>
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 35:113–147.
- Crespo, J. A. (1971). Ecología del zorro gris *Dusicyon gymnocercus antiquus* (Ameghino) en la provincia de La Pampa. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, Ecología 5:147–205.
- Crespo, J. A. (1982). Introducción a la ecología de los mamíferos del Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos. *Anales de Parques Nacionales*, XV, 1-34.
- Crowley, G., Garnett, S., & Shephard, S. (2009). Impact of storm-burning on *Melaleuca viridiflora* invasion of grasslands and grassy woodlands on Cape York Peninsula, Australia. *Austral Ecology*, 34(2), 196–209. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01921.x>
- Cuevas M. F, Novillo A., Campos C. M., Dacar M. A. y R. A. Ojeda (2010). Food habits y impact of rooting behavior of the invasive wild boar, *Sus scrofa*, in a protected area of the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 74:1582- 1585.
- Cunningham, M. A., & Johnson, D. H. (2006). Proximate and landscape factors influence grassland bird distributions. *Ecological Applications*, 16(3), 1062-1075.
- D'Antonio, C.M. & Vitousek, P.M. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 23: 63-87.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Blanco, Y., & Bitetti, M. (2017). *Guía de huellas de mamíferos*.
- Denslow, J. S. (1980). Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, 46(1), 18–21. <https://doi.org/10.1007/BF00346960/METRICS>
- Denslow, J. S. (1995). Disturbance and diversity in tropical rain forests: The density effect. *Ecological Applications*, 5(4), 962–968. <https://doi.org/10.2307/2269347>
- Dexter N. (2003). The influence of pasture distribution, and temperature on adult body weight of feral pigs in a semi-arid environment. *Wildlife Research* 30:75-79.
- Di Giacomo, A. S. (2005). Areas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios Prioritarios para la conservación de la biodiversidad. *Temas de Naturaleza y Conservación*, 5, 1-514. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica d.
- Di Pasquo, M., Rodríguez, E., Otaño, N. N., Muñoz, N., & Silvestri, L. (2016). Esporas de helechos (monilofitas) y licofitas presentes en el Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 51(2), 268–298.
- Dirzo, R., & Miranda, A. (1990). Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity-A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*, 4(4), 444-447.
- Dobson, A. P., Bradshaw, A. D., & Baker, A. J. M. (1997). Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. *Science*, 277(5325), 515–522.
<https://doi.org/10.1126/science.277.5325.515>
-

- Dozier, J. (1981). A method for satellite identification of surface temperature fields of subpixel resolution. *Remote Sensing of environment*, 11, 221-229.
- Driscoll, D. A., Lindenmayer, D. B., Bennett, A. F., Bode, M., Bradstock, R. A., Cary, G. J., Clarke, M. F., Dexter, N., Fensham, R., Friend, G., Gill, M., James, S., Kay, G., Keith, D. A., MacGregor, C., Russell-Smith, J., Salt, D., Watson James, J. E. M., Williams Richard J., R. J., & York, A. (2010). Fire management for biodiversity conservation: Key research questions and our capacity to answer them. *Biological Conservation*, 143, 1928–1939. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.026>
- Duckworth, J. W., Kumar, N. S., Anwarul Islam, M., Sagar Baral, H., & Timmins, R. (2015). *Axis axis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T41783A22158006*. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T41783A22158006.en>
- Durigan, G., Pilon, N. A. L., Abreu, R. C. R., Hoffmann, W. A., Martins, M., Fiorillo, B. F., Antunes, A. Z., Carmignotto, A. P., Maravalhas, J. B., Vieira, J., & Vasconcelos, H. L. (2020). No Net Loss of Species Diversity After Prescribed Fires in the Brazilian Savanna. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3(13):1-15. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00013>
- Elliott, H. W. III & Barrett, R. H. (1985). Dietary overlap among axis, fallow, and black-tailed deer and cattle. *J Range Manag* 38:436–440.
- Escuin, S., Navarro, R., & Fernández, P. (2008). Fire severity assessment by using NBR (Normalized Burn Ratio) and NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) derived from LANDSAT TM/ETM images. *International Journal of Remote Sensing*, 29(4), 1053–1073. <https://doi.org/10.1080/01431160701281072>
- Esposito, A., Ascoli, D., Croce, A., Giordano, D., Catalanotti, A. E., Mazzoleni, S., Bovio, G., Salgueiro, A., Palheiro, P., Loureiro, C., & Rutigliano, F. A. (2014). Experimental prescribed burning in Turkey oak forest of Cilento and Vallo di Diano National Park (Southern Italy): Effects on vegetation and soil. In D. X. Viegas (Ed.), *Advances in forest fire research* (pp. 536– 547). Imprensa da Universidade de Coimbra. https://doi.org/10.14195/978-989-26-0884-6_61
- Fernandes, P. M., Davies, G. M., Ascoli, D., Fernández, C., Moreira, F., Rigolot, E., & Molina, D. (2013). Prescribed burning in southern Europe: developing fire management in a dynamic landscape. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(s1), e4-e14.
- Fernández, J. (1980). *El Palmar Grande de Colón visto por viajeros*.
- Ferreguetti, A. C., Tomas, W. M., & Bergallo, H. G. (2017). Differences in the Mammalian Habitat Use in a Mosaic of Vegetation Types of an Atlantic Rain-Forest Reserve, Brazil. *Mastozoología Neotropical*, 24(2), 355–364.
- Fichtner, A., & Wissemann, V. (2021). Biological flora of the British isles: *Crataegus monogyna*. *Journal of Ecology*, 109(1), 541-571.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., & Holling, C. S. (2004). Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2018). Visualizing Fit and Lack of Fit in Complex Regression Models with

- Predictor Effect Plots and Partial Residuals. *Journal of Statistical Software*, 87(9), 1–27.
<https://doi.org/10.18637/jss.v087.i09>
- Franco, M., & Úbeda, X. (2021). Prescribed fire management. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 21, 100250.
- Frid, A., (1994). Observations on habitat use and social organization of a huemul *Hippocamelus bisulcus* coastal population in Chile. *Biological Conservation* 67, 13–19.
- Frost, P. G. H., & Robertson, F. (1985). Fire the ecological effects of fire in savannas. *Determinants of Tropical Savannas, The International Union of Biological Sciences IUBS Monograph Series*, 3, 93–140.
- FVSA. (2002). *Estudio de la regeneración del palmar de Yatay (Butia yatay). Refugio de vida silvestre La Aurora del Palmar, Entre Ríos*. Fundación Vida Silvestre Argentina.
<http://www.ecopuerto.com/bicentenario/informes/RegeneracPalmarYatay.pdf>
- Galíndez, G. (2008). *Arbustización de las sabanas mesopotámicas: Estrategias de regeneración de los arbustos nativos y sus repuestas al fuego y a la herbivoría* Guadalupe Galíndez.
- Galíndez, G., Biganzoli, F., Ortega-Baes, P., & Scopel, A. L. (2009). Fire responses of three co-occurring Asteraceae shrubs in a temperate savanna in South America. *Plant Ecology*, 202(1), 149–158.
<https://doi.org/10.1007/s11258-008-9537-4>
- Galíndez, G., Ortega-Baes, P., Scopel, A. L., & Hutchings, M. J. (2013). The dynamics of three shrub species in a fire-prone temperate savanna: The interplay between the seed bank, seed rain and fire regime. *Plant Ecology*, 214(1), 75–86. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0147-9>
- García Erize, F., & Gómez Villafañe, I. E. (2016). Habitats selected by the endangered Greater Rhea (*Rhea americana*) - implications for conservation. *Emu*, 116(4), 379–386.
<https://doi.org/10.1071/MU15124>
- García Erize, Francisco. (2013). *Uso de hábitat de Rhea americana en el Parque Nacional El Palmar y en un agroecosistema lindante (Provincia de Entre Ríos) en relación con variables del ambiente*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Garshelis, D. (2000). Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. En Boitani L, Fuller TK (Eds). *Research Techniques in Animal Ecology; Controversies and Consequences*. Columbia University Press, New York (pp.111 – 164).
- Gergel, S. E., & Turner, M. G. (Eds.). (2017). *Learning landscape ecology: a practical guide to concepts and techniques*. Springer.
- Gibbens, R. P., Mcneely, R. P., Havstad, K. M., Beck, R. F. & Nolen, B. (2005). Vegetation changes in the Jornada Basin from 1858 to 1998. *Journal of Arid Environments*, 61: 651–668.
- Giglio, L., Descloitres, J., Justice, C. O., and Kaufman, Y. J., (2003). An enhanced contextual fire detection algorithm for MODIS. *Remote Sensing of Environment*, 87:273–282.
- Giglio, L., Schroeder, W., and Justice, C. O. (2016). The collection 6 MODIS active fire detection algorithm and fire products. *Remote Sensing of Environment*, 178:31–41.
- Gill, A. M., & Groves, R. H. (1981). Fire regimes in heathlands and their plant-ecological effects. En R. L.

- Specht (Ed.), *Heathlands and Related Shrublands: Analytical Studies, Ecosystems of the World* (pp. 61–84). Elsevier.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K., Shugart, H. H., Urban, D. L., Usher, M. B., van der Maarel, E., van Hulst, R., & Veblen, T. T. (1992). *Plant succession: theory and prediction* (D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet, & T. T. Veblen (Eds.); 1a ed., Vol. 11). Chapman & Hall, London.
- Goveto, L. (2005). *Ocurrencia histórica de fuegos en la sabana del Parque Nacional El Palmar: evidencias climáticas y florísticas*. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Griffith, J. A., Martinko, E. A., & Price, K. P. (2000). Landscape structure analysis of Kansas at three scales. *Landscape and Urban Planning*, 52(1), 45–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00112-2](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00112-2)
- Griffiths, A. D., & Brook, B. W. (2014). Effect of fire on small mammals: A systematic review. *International Journal of Wildland Fire*, 23(7), 1034–1043. <https://doi.org/10.1071/WF14026>
- Guevara, J. C., Stasi, C. R., Wuilloud, C. F., & Estevez, O. R. (1999). Effects of fire on rangeland vegetation in south-western Mendoza plains (Argentina): Composition, frequency, biomass, productivity and carrying capacity. *Journal of Arid Environments*, 41(1), 27–35. <https://doi.org/10.1006/jare.1998.0463>
- Guidobono, J. S., Muñoz, J., Muschetto, E., Teta, P., & Busch, M. (2016). Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in agroecosystem habitats of Buenos Aires, Argentina. *Ecología austral*, 26(1), 40–50.
- Gürtler, R. E., Martín Izquierdo, V., Gil, G., Cavicchia, M., & Maranta, A. (2016). Coping with wild boar in a conservation area: impacts of a 10-year management control program in north-eastern Argentina. *Biological Invasions*, 19(1), 11–24. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1256-5>
- Gürtler, R. E., Rodríguez-Planes, L. I., Gil, G., Izquierdo, V. M., Cavicchia, M., & Maranta, A. (2017). Differential long-term impacts of a management control program of axis deer and wild boar in a protected area of north-eastern Argentina. *Biological Invasions*, 20(6), 1431–1447. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1635-6>
- Hall, A., Lamb, D. W., Holzapfel, B., & Louis, J. (2002). Optical remote sensing applications in viticulture - A review. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 8(1), 36–47. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.2002.tb00209.x>
- Hall, F. G., Townshend, J. R., & Engman, E. T. (1995). Status of remote sensing algorithms for estimation of land surface state parameters. *Remote Sensing of Environment*, 51(1), 138–156. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(94\)00071-T](https://doi.org/10.1016/0034-4257(94)00071-T)
- Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1), 173–182.
- Hartig, F. (2021). *DHARMA: Residual diagnostics for dierarchical (multi-Level / mixed) regression models*. <https://cran.r-project.org/package=DHARMA>
- Haslem, A., Kelly, L. T., Nimmo, D. G., Watson, S. J., Kenny, S. A., Taylor, R. S., Avitabile, S. C., Callister, K. E., Spence-Bailey, L. M., Clarke, M. F., & Bennett, A. F. (2011). Habitat or fuel? Implications of long-

- term, post-fire dynamics for the development of key resources for fauna and fire. *Journal of Applied Ecology*, 48(1), 247–256. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01906.x>
- Hegi, G. (1923). *HEGI: Illustrierte Flora von Mitteleuropa* (Vol. 4/2). J. F. Lehmanns.
- Herrera, E. A., & Macdonald, D. W. (1989). Resource Utilization and Territoriality in Group-Living Capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *The Journal of Animal Ecology*, 58(2), 667. <https://doi.org/10.2307/4855>
- Herrera, L. P., Comparatore, V. M., & Littera, P. (2004). Habitat relations of *Rhea americana* in an agroecosystem of Buenos Aires Province, Argentina. *Biological Conservation*, 119(3), 363–369. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.10.030>
- Hesselbarth, M.H.K., Sciaini, M., With, K.A., Wiegand, K., Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography* 42:1648-1657 (v0.0).
- Higgins SI, Bond WJ, February EC, Bronn A, Euston-Brown DIW, et al. (2007). Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology* 88:1119–25.
- Higgins SI, Flores O, Schurr FM (2008) Costs of persistence and the spread of competing seeders and sprouters. *Journal of Ecology* 96:679–686.
- Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology*, 6(3), 324–337. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x>
- Hoffmann WA, Orthen B, Nascimento PKVD (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17:720–726.
- Holling, C.S. (1978) *Adaptive Environmental Assessment and Management*. Chichester, UK: John Wiley and Sons.
- Housse, R. (1949). Los zorros de Chile o chacales americanos. *Anales de la Academia Chilena de Ciencias Naturales, Santiago* 34:33–56.
- Huang, C., Davis, L. S. & Townshend, J. R. G. 2002. An assessment of support vector machines for land cover classification. *Int. J. Remote Sensing*. 23 (4): 725-749.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113(1), 81–101. <https://doi.org/10.1086/283366>
- Hutto, R. L., Conway, C. J., Saab, V. A., & Walters, J. R. (2008). What constitutes a natural fire regime? Insight from the ecology and distribution of coniferous forest birds in North America. *Fire Ecology*, 4(2), 115–132. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0402115>
- Jensen, J. R. (2015). *Introductory digital image processing. A remote sensing perspective*. (4a ed.). Pearson Education.
- Johnstone, I. (1986). Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews*, 61(4), 369–394. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1986.tb00659.x>
- Jones, M. W., Abatzoglou, J. T., Veraverbeke, S., Andela, N., Lasslop, G., Forkel, M., ... & Le Quéré, C. (2022). Global and regional trends and drivers of fire under climate change. *Reviews of Geophysics*, 60(3), e2020RG000726.

- Juan, E. E., Bazzano, G., Navarro, J. L., & Martella, M. B. (2013). Space use by wild Greater Rhea (*Rhea Americana*) in a relict grassland of central Argentina during the non-breeding season. *Hornero*, 28(1), 1–6.
- Juliá, Juan Pablo; Varela, Diego; Periago, María Eugenia; Cirignoli, Sebastián; Muzzachiodi, Norberto; Camino, Micaela; Barri, Fernando; Iezzi, María Eugenia; de Bustos, Soledad (2019). *Mazama gouazoubira*. En: SAYDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Kandus, P., Minotti, P., & Borro, M. (2011). *Contribuciones al conocimiento de los humedales del Delta del Río Paraná: herramientas para la evaluación de la sustentabilidad ambiental* (1a ed.). Universidad Nacional de San Martín.
- Kauffman, J. B., Cummings, D. L., & Ward, D. E. (1994). Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. *Journal of Ecology*, 82, 519–531. <https://doi.org/10.2307/2261261>
- Keeley J.E. & C.J. Fotheringham (2001). Historic fire regime in southern California shrublands. *Conservation Biology* 15(6): 1536-1548.
- Kelly, L. T., Nimmo, D. C., Spence-Bailey, L. M., Clarke, M. F., & Bennett, A. F. (2010). The short-term responses of small mammals to wildfire in semiarid mallee shrubland, Australia. *Wildlife Research*, 37(4), 293–300. <https://doi.org/10.1071/WR10016>
- Kéry, M., & Royle, J. A. (2016). Applied hierarchical modeling in ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS. En *Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS* (Vol. 1). <https://doi.org/10.1016/c2015-0-04070-9>
- Keselman, H. J., & Rogan, J. C. (1977). The Tukey multiple comparison test: 1953–1976. *Psychological Bulletin*, 84(5), 1050.
- Key, C. H., & Benson, N. (2006). Landscape Assessment: Ground measure of severity, the Composite Burn Index; and Remote sensing of severity, the Normalized Burn Ratio. En D. C. Lutes, R. E. Keane, J. F. Caratti, C. H. Key, N. C. Benson, S. Sutherland, & L. J. Gangi (Eds.), *FIREMON: Fire effects monitoring and inventory system* (pp. 1–51). USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT.
- Knapp, E. E., Estes, B. L., & Skinner, C. N. (2009). Ecological Effects of Prescribed Fire Season: A Literature Review and Synthesis for Managers. En *JFSP Synthesis Reports* (Vol. 4). <http://digitalcommons.unl.edu/jfspsynthesis><http://digitalcommons.unl.edu/jfspsynthesis/4>
- Kochi, I., Donovan, G. H., Champ, P. A., & Loomis, J. B. (2010). The economic cost of adverse health effects from wildfire-smoke exposure: A review. *International Journal of Wildland Fire*, 19(7), 803–817. <https://doi.org/10.1071/WF09077>
- Kramer, A., Jones, G. M., Whitmore, S. A., Keane, J. J., Atuo, F. A., Dotters, B. P., Sawyer, S. C., Stock, S. L., Gutiérrez, R. J., & Peery, M. Z. (2021). California spotted owl habitat selection in a fire-managed landscape suggests conservation benefit of restoring historical fire regimes. *Forest Ecology and Management*, 479(June 2020), 118576. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118576>

- Krogh, S. N., Zeisset, M. S., Jackson, E., & Whitford, W. G. (2002). Presence/absence of a keystone species as an indicator of rangeland health. *Journal of Arid Environments*, 50(3), 513-519.
- Kuchinke, D., di Stefano, J., Sitters, H., Loyn, R., Gell, P., & Palmer, G. (2020). Prescribed burn severity has minimal effect on common bird species in a fire-prone forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 475(July), 118437. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118437>
- Kumar, A., & M. P. Hoerling, (2003). The nature and causes for the delayed atmospheric response to El Niño. *J. Climate*, 16, 1391-1403.
- Kumar, N.S. (2010). *Assessment of distribution and abundance of ungulate prey using spatial models in Nagarhole and Bandipure Tiger Reserves of India*. A Ph. D. dissertation. Manipal University.
- Kunst C. & N. Rodríguez (2003). Fuego prescripto. En: *Fuego en los ecosistemas argentinos*. Ed. Kunst C., S. Bravo & J. Panigatti. INTA, EEA Santiago del Estero: 199-215.
- Lashley, M. A., Chitwood, M. C., Kays, R., Harper, C. A., DePerno, C. S., & Moorman, C. E. (2015). Prescribed fire affects female white-tailed deer habitat use during summer lactation. *Forest Ecology and Management*, 348, 220–225. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.041>
- Lawes MJ & Clarke PJ (2011) Ecology of plant resprouting: populations to community responses in fire-prone ecosystems. *Plant Ecology* 212:1937–1943.
- Laymon, S. A., & S. H. Barrett (1986). Developing and testing habitat-capability models: pitfalls and recommendations. Pages 87–92 in J. Verner, M. L. Morrison, and C. J. Ralph, editors. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships in terrestrial vertebrates*. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, USA.
- Lehmann, C. E. R., Archibald, S. A., Hoffmann, W. A., & Bond, W. J. (2011). Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist*, 191(1), 197–209. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>
- Lenth, R. V. (2021). *emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means*. <https://cran.r-project.org/package=emmeans>
- León, RJC & Aguiar, MR (1985). El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenología*, 13: 181–196.
- Lhermitte, S., Verbesselt, J., Verstraeten, W. W., Veraverbeke, S., & Coppin, P. (2011). Assessing intra-annual vegetation regrowth after fire using the pixel based regeneration index. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 66(1), 17–27. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2010.08.004>
- Lindén, A., & Mäntyniemi, S. (2011). Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology*, 92(7), 1414–1421. <https://doi.org/10.1890/10-1831.1>
- Long J. L. (2003). *Introduced mammals of the world: their history distribution and influence*. CSIRO, Collingwood. Victoria. Australia.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. (2004). *100 of the World's Worst Invasive Alien Species*. A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World

- Conservation Union (IUCN) ,12pp.
<https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2000-126.pdf>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6(60), 3139.
- Luengos Vidal, Estela; Farías, Ariel; Valenzuela, Alejandro E. J.; Caruso, Nicolás (2019). *Lycalopex gymnocercus*. En: SArDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Lunazzi, M. M. (2009). *Estructura y dinámica poblacional de la palmera Butia yatay en la sabana del Parque Nacional El Palmar: análisis en la escala de stand*. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Lyon, L. J., Huff, M. H., Hooper, R. G., Telfer, E. S., Schreiner, D. S., & Smith, J. K. (2000). Wildland fire in ecosystems: Effects of fire on fauna. En J. K. Smith (Ed.), *JFSP Synthesis Reports* 7.
<https://doi.org/http://digitalcommons.unl.edu/jfspsynthesis/7>
- Macarthur, R. H., & J. W. Macarthur (1961). On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- Marateo, G., Povedano, H., & Alonso, J. (2009). Inventario de las aves del Parque Nacional El Palmar, Argentina. *Cotinga* 31, 2009, 47-60.
- Marconi, P. N., & Kravetz, F. O. (1986). Comunidades de roedores del Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina) según la historia del fuego. *Revista Chilena de Historia Natural*, 59, 47-57.
- Martella, M. B., & Navarro, J. L. (2006). Proyecto Ñandú: Manejo de Rhea americana y R. pennata en la Argentina. En L. M. Bolkovic & D. Ramadoni (Eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable* (1a ed., pp. 39-50). Ministerio de Salud y Ambiente de la Nación.
- Martínez-Crovetto, R., & Piccinini, B. G. (1950). La vegetación de la República Argentina. Los Palmares de Butia yatay. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, IV(2), 153-242.
- McDonald, C. J., & McPherson, G. R. (2011). Absence of a grass/fire cycle in a semiarid grassland: Response to prescribed fire and grazing. *Rangeland Ecology and Management*, 64(4), 384-393.
<https://doi.org/10.2111/REM-D-10-00036.1>
- Mcdonald, T., Gann, G. D., Jonson, J., & Dixon, K. W. (2016). International standards for the practice of ecological restoration – including principles and key concepts. *Society for Ecological Restoration*. 48pp.
- Matson, M., & Dozier, J. (1981). Identification of subresolution high temperature sources using a thermal IR sensor. *Photogrammetric engineering and remote sensing*, 47(9), 1311-1318.
- Mendelson III, J. R., & Jennings, W. B. (1992). Shifts in the relative abundance of snakes in a desert grassland. *Journal of Herpetology*, 38-45.
- Menvielle, F. (2003). *La invasión de Melia azedarach (paraíso) en las sabanas del Parque Nacional El Palmar: efectos de un único pulso de fuego*. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
-

- Meyer, C. P., Cook, G. D., Reisen, F., Smith, T. E. L., Tattaris, M., Russell-Smith, J., Maier, S. W., Yates, C. P., & Wooster, M. J. (2012). Direct measurements of the seasonality of emission factors from savanna fires in northern Australia. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 117(20), 1–14. <https://doi.org/10.1029/2012JD017671>
- Mills, C. H., Waudby, H., Finlayson, G., Parker, D., Cameron, M., & Letnic, M. (2020). Grazing by over-abundant native herbivores jeopardizes conservation goals in semi-arid reserves. *Global Ecology and Conservation*, 24(e01384), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01384>
- Mishra, H. R. (1982). *The ecology and Behavior of Chital (Axis axis) in the Royal Chitaw National Park, Nepal*. PhD thesis, University of Edinburgh.
- Moisen, G., & Freeman, E. (2008). PresenceAbsence: An R Package for Presence Absence Analysis. *Journal of Statistical Software*, 23(11). <http://ideas.repec.org/a/jss/jstsof/23i11.html>
- Morandeira, N. S. (2009). *Distribución espacial de árboles y palmeras en sitios de la sabana de Butia yatay: Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Moreira, A. G. (2000). Effects of fire protection on savanna structure in central Brazil. *Journal of Biogeography*, 27(4), 1021–1029. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00422.x>
- Moritz, M. (2003). Spatiotemporal analysis of controls on shrubland fire regimes: age dependency and fire hazard. *Ecology* 84 (2): 351–361.
- Morrison, M. L., Marcot, B. G., & Mannan, R. W. (2006a). The Habitat, Niche, and Population Perspectives. En M. L. Morrison, B. G. Marcot, & R. W. Mannan (Eds.), *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications* (3a ed., pp. 43–128). Island Press.
- Morrison, M. L., Marcot, B. G., & Mannan, W. (2006b). *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications* (3rd ed.). Island Press.
- Muñiz, F. J. (1885). El ñandú o avestruz pampeano. En: *Escritos científicos de Francisco Javier Muñiz*. Domingo Faustino Sarmiento (ed.). F. Lajouane, Buenos Aires.
- Muzzachiodi, Norberto (2007). Lista comentada de Mamíferos de la provincia de Entre Ríos. Buenos Aires: Fundación Félix de Azara, Vázquez Mazzini Editores.
- Navas, J. R. (1987). Los vertebrados exóticos introducidos en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. Zoología*, 14(2), 7–38.
- North, M., Innes, J., & Zald, H. (2007). Comparison of thinning and prescribed fire restoration treatments to Sierran mixed-conifer historic conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(2), 331–342. <https://doi.org/10.1139/X06-236>
- Norton, J., Glenn, N., Germino, M., Weber, K., & Seefeldt, S. (2009). Relative suitability of indices derived from Landsat ETM+ and SPOT 5 for detecting fire severity in sagebrush steppe. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 11(5), 360–367. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2009.06.005>
- Núñez, M., & Calvo, L. (2000). Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*, 131(1–3), 183–190. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00211-X](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00211-X)

- Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M., & Paruelo, J. M. (1999). Grazing, fire and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En L. R. Walker (Ed.), *Ecosystems of Disturbed Ground* (pp. 287–306). Elsevier, New York.
- Olmedo Masat, O. M., Chatellenaz, M. L., & Fontana, J. L. (2011). Dieta del ñandú *Rhea americana* (Aves: Rheidae) en el Parque Nacional Mburucuyá, Argentina. *Brenesia*, 75–76, 83–89.
- Ordano, M., Bortoluzzi, A., Chatellenaz, M., & Atilio, L. (2008). Respuesta a corto plazo de las aves a la quema y al pastoreo en pastizales del Parque Nacional Mburucuyá, Argentina. *INSUGEO, Miscelánea*, 17(2), 425–446.
- Parera, A. (2018). *Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica*. Segunda edición. Mercedes: AP Ediciones Naturales.
- Paritsis, J., Veblen, T. T., & Holz, A. (2015). Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 26(1), 89–101.
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2019). Wildfires misunderstood. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(8), 430–431. <https://doi.org/10.1002/fee.2107>
- Pereira, J. (2005). Relevamiento de los felinos silvestres en la región del parque nacional pre-delta (entre rios, argentina). *Facena*, 21(1), 69–77.
- Pereira, Javier A.; Lucherini, Mauro; Cuyckens, Griet An Erica; Varela, Diego; Muzzachiodi, Norberto (2019). *Leopardus geoffroyi*. En: SAYDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>
- Pereira, Javier A. Quintana, R. D., & Monge, S. (2003). Diets of plains vizcacha, greater rhea and cattle in Argentina. *Journal Of Range Management*, 56:13–20.
- Perelman, SB; RJC León & JP Bussacca (1997). Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography*, 20: 400–406.
- Peterson, D. W., & Reich, P. B. (2001). Prescribed fire in oak savanna: Fire frequency effects on stand structure and dynamics. *Ecological Applications*, 11(3), 914–927. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0914:PFIOSF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0914:PFIOSF]2.0.CO;2)
- Pickett, S. T. A., Collins, S. L., & Armesto, J. J. (1987). A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, 69(1–3), 109–114. <https://doi.org/10.1007/BF00038691/METRICS>
- Pickett, S. T. A., Parker, V. T., & Fiedler, P. L. (1992). The new paradigm in ecology: Implications for conservation biology above the species level. En P. L. Fiedler (Ed.), *Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation preservation and management* (pp. 65–88). Chapman & Hall. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-6426-9_4
- Pike, D. A., Webb, J. K., & Shine, R. (2011). Removing forest canopy cover restores a reptile assemblage. *Ecological Applications*, 21(1), 274–280.
- Platt, W. J., Evans, G. W., & Davis, M. M. (1988). Effects of fire season on flowering of forbs and shrubs in longleaf pine forests. *Oecologia*, 76(3), 353–363. <https://doi.org/10.1007/BF00377029>

- Policelli, N. (2014). *Evaluación del efecto del fuego como factor restaurador del pastizal en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Policelli, N., Picca, P., & Gómez Villafaña, I. E. (2019). Is prescribed fire a suitable management tool to reduce shrub encroachment in palm savannas? *Restoration Ecology*, 27(1), 109–119.
<https://doi.org/10.1111/rec.12824>
- Posillico, M., Meriggi, A., Pagnin, E., Lovari, S., & Russo, L. (2004). A habitat model for brown bear conservation and land use planning in the central Apennines. *Biological conservation*, 118(2), 141–150.
- Powell, R. A., & Mitchell, M. S. (2012). What is a home range? *Journal of Mammalogy*, 93(4), 948–958.
<https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-177.1>
- Puttick, J. R., Timm Hoffman, M., & O'Connor, T. G. (2022). The effect of changes in human drivers on the fire regimes of South African grassland and savanna environments over the past 100 years. *African Journal of Range and Forage Science*, 39(1), 107–123.
<https://doi.org/10.2989/10220119.2022.2033322>
- Pyke, D. A., Brooks, M. L., & D'Antonio, C. (2010). Fire as a restoration tool: A decision framework for predicting the control or enhancement of plants using fire. *Restoration Ecology*, 18(3), 274–284.
<https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00658.x>
- QGIS. (2020). *QGIS Geographic Information System*. <https://www.qgis.org>
- Quintana-Ascencio, P., & Menges, E. (2000). Competitive abilities of three narrowly endemic plant species in experimental neighborhoods along a fire gradient. *American Journal of Botany*, 87(5), 690–699. <https://doi.org/10.2307/2656855>
- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Raman, T. R. S. (2015). Chital Axis axis. En A. Johnsingh & N. Manjrekar (Eds.), *Mammals of South Asia* (2nd editio, pp. 192–222). University Press (India) Private Limited.
- Ramos-Neto, M. B., & Pivello, V. R. (2000). Lightning fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking management strategies. *Environmental Management*, 26(6), 675–684.
<https://doi.org/10.1007/s002670010124>
- Reboreda, J. C., & Fernandez, G. J. (1997). Sexual, seasonal and group size differences in the allocation of time between vigilance and feeding in the greater rhea, *Rhea americana*. *Ethology*, 103(3), 198–207. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1997.tb00116.x>
- Reboreda, J. C., & Fernández, G. J. (2005). Estudios sobre ecología del comportamiento del ñandu. *Rhea americana*. *Fundación para la Conservación de las Especies y Medio Ambiente*, 1–33.
- Redhead, J., Cuevas-Gonzales, M., Smith, G., Gerard, F., & Pywell, R. (2012). Assessing the effectiveness of scrub management at the landscape scale using rapid field assessment and remote sensing. *Journal of environmental management*, 97, 102–108.

- Redhead, J. W., Nowakowski, M., Ridding, L. E., Wagner, M., & Pywell, R. F. (2019). The effectiveness of herbicides for management of tor-grass (*Brachypodium pinnatum* s/l) in calcareous grassland. *Biological Conservation*, 237, 280-290.
- Reid, W. V., & Miller, K. R. (1989). Keeping options alive: The scientific basis for conserving biodiversity. *World Resources Institute*.
- Richards, S. A. (2005). Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology*, 86(10), 2805-2814.
- Rideout, S., Oswald, B. P., & Legg, M. H. (2003). Ecological, political and social challenges of prescribed fire restoration in east Texas pineywoods ecosystems: A case study. *Forestry*, 76(2), 261-269. <https://doi.org/10.1093/forestry/76.2.261>
- Ringuelet, R. A. (1961). Rasgos fundamentales de la Zoogeografía de la Argentina. *Physis*, 22(63), 151-170.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M. & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.
- Rist, L., Campbell, B. M., & Frost, P. (2012). Adaptive management: Where are we now? *Environmental Conservation*, 40(1), 5-18. <https://doi.org/10.1017/S0376892912000240>
- Rocca, M. E., Brown, P. M., MacDonald, L. H., & Carrico, C. M. (2014). Climate change impacts on fire regimes and key ecosystem services in Rocky Mountain forests. *Forest Ecology and Management*, 327, 290-305. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.005>
- Rodriguez, J., & Cerutti, C. (1999). Las tierras bajas del Nordeste y litoral mesopotámico. En *Nueva historia de la Nación Argentina* (1a ed., pp. 109-122). Buenos Aires, Editorial Planeta.
- Roguet, C., Dumont, B., Prache, S., (1998). Selection and use of feeding stations by herbivores: a review. *Annal of Zootechnology* 47, 225- 244.
- Rolhauser, A. G. (2007). *Expansión de poblaciones arbóreas nativas en las sabanas del Parque Nacional El Palmar: patrones y procesos en las escalas de paisaje y de parche*. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Rolhauser, A. G., & Batista, W. B. (2014). From pattern to process: estimating expansion rates of a forest tree species in a protected palm savanna. *Landscape Ecology*, 29(5), 919-931. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0029-8>
- Rolhauser, A. G., Biganzoli, F., Pignataro, G., Nordenstahl, M., & Batista, W. B. (2007). Distribución de las poblaciones arbóreas en el paisaje del Parque Nacional El Palmar. En S. D. Matteucci (Ed.), *Panorama de la Ecología de Paisajes en Argentina y Países Sudamericanos* (pp. 329-334). INTA.
- Rolhauser, A. G., Chaneton, E. J., & Batista, W. B. (2011). Influence of conspecific and heterospecific adults on riparian tree species establishment during encroachment of a humid palm savanna. *Oecologia*, 167(1), 141-148. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1957-5>
- Rosell C., Fernández-Llario P. & J. Herrero (2001). El jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). *Galemys* 13:1-25.
-

- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, J. C., Panjabi, A., Helt, L., Parr, M., & Marra, P. P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461), 120–124. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1313>
- Rovero, F., & Marshall, A. R. (2004). Estimating the abundance of forest antelopes by line transect techniques: a case from the Udzungwa Mountains of Tanzania. *Tropical Zoology*, 17(2), 267–277.
- Ruiz Selmo, F., Minotti, P. G., Scopel, A., & Parimbelli, M. (2007). Análisis de la heterogeneidad fisonómico-funcional de la vegetación del Parque Nacional El Palmar y su relación con la invasión por leñosas exóticas. *Teledetección*, 257–263.
- Running, S. W. (2006). Is global warming causing more, larger wildfires?. *Science*, 313(5789), 927–928.
- Russell-Smith, J., Cook, G. D., Cooke, P. M., Edwards, A. C., Lendrum, M., Meyer, C., & Whitehead, P. J. (2013). Managing fire regimes in north Australian savannas: applying Aboriginal approaches to contemporary global problems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(Online Issue 1), e55–e63. <https://doi.org/10.1890/120251>
- Russell-Smith J, Whitehead PJ, Cook GD, Hoare JL. (2003). Response of eucalyptus-dominated savanna to frequent fires: lessons from Munmarlary, 1973–1996. *Ecol. Monogr.* 73:349–75
- Russell, K. R., Lear, D. H. Van, & Guynn, D. C. (1999). Prescribed fire effects on herptofauna: review and management implications. *Wildlife Society Bulletin*, 27(2), 374–384.
- S2TBX - ESA Sentinel-2 Toolbox v7.0.1. <http://step.esa.int/>
- Sage, R. F. (2004). The evolution of C4 photosynthesis. *New Phytologist*, 161, 341–370. https://doi.org/10.1096/fasebj.2019.33.1_supplement.343.4
- Sala, O. E., Stuart Chapin, F., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., & others. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774.
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., Gignoux, J., Higgins, S. I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K. K., Coughenour, M. B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C. J., ... Zambatis, N. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438(7069), 846–849. <https://doi.org/10.1038/nature04070>
- Sassola, N. C. (2016). *Caracterización del comportamiento del zorro gris pampeano (Pseudalopex gymnocercus) en estado silvestre en el período de crías emergentes, en la región pampeana*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca. Argentina.
- Savage, M., & Swetnam, T. W. (1990). Early 19th-century fire decline following sheep pasturing in a Navajo ponderosa pine forest. *Ecology*, 71(6), 2374–2378. <https://doi.org/10.2307/1938649>
- Sawadogo, L., Tiveau, D., & Nygård, R. (2005). Influence of selective tree cutting, livestock and prescribed fire on herbaceous biomass in the savannah woodlands of Burkina Faso, West Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 105(1–2), 335–345. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.02.004>
- Schaefer, J.M., Messier, F. (1995). Habitat selection as a hierarchy: the spatial scales of winter foraging by muskoxen. *Ecography* 18, 333– 334.

- Schiaffini M. I. & A. R. Vila (2012). Habitat use of the wild boar, *Sus scrofa* Linnaeus 1758, in Los Alerces National Park, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 47(1):11-17.
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree-grass interaction in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517–544. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517>
- Senft, R. L., Coughenour, M. B., Bailey, D. W., Rittenhouse, L. R., Sala, O. E., & Swift, D. M. (1987). Large Herbivore Foraging and Ecological Hierarchies: landscape ecology can enhance traditional foraging theory. *BioScience*, 37(11), 789-795+798-799.
- SIB. (2016). *Sistema de Información de Biodiversidad. Administración de Parques Nacionales*. [https://sib.gob.ar/area/APN*PA*El Palmar](https://sib.gob.ar/area/APN*PA*El%20Palmar)
- Silveira, L., Rodrigues, F. H. G., De Jacorno, A. T. A., & Diniz, J. A. F. (1999). Impact of wildfires on the megafauna of Emas National Park, central Brazil. *Oryx*, 33(2), 108–114. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3008.1999.00039.x>
- Simmons, M. T., Windhager, S., Power, P., Lott, J., Lyons, R. K., & Schwoppe, C. (2007). Selective and non-selective control of invasive plants: the short-term effects of growing-season prescribed fire, herbicide, and mowing in two Texas prairies. *Restoration Ecology*, 15(4), 662-669.
- Sobral Zotta, N. (2016). *Evaluación del Plan de Control de Mamíferos Exóticos Invasores: Lineamientos para su ejecución y monitoreo*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Avellaneda.
- Song, C., Woodcock, C. E., Seto, K. C., Lenney, M. P., & Macomber, S. A. (2001). Classification and change detection using Landsat TM data: when and how to correct atmospheric effects?. *Remote sensing of Environment*, 75(2), 230-244.
- Soriano, A. (1991). Rio De Plata Grasslands. En *Ecosystems of the World: Natural Grasslands* (8a ed., pp. 367–408). Elsevier, Amsterdam.
- Sutton, W. B., Wang, Y., & Schweitzer, C. J. (2013). Amphibian and reptile responses to thinning and prescribed burning in mixed pine-hardwood forests of northwestern Alabama, USA. *Forest Ecology and Management*, 295, 213–227. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.047>
- Spescha L. & J.A. Forte Lay (2002). Impacto de "La Niña" en la reserva de agua edáfica en la región pampeana. *Rev. Arg. de Agrometeorología* 2(1): 81-88.
- Symonds, M. R., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65, 13-21.
- Tellarini, Juan Francisco; Cirignoli, Sebastián; Aprile, Gustavo; Sobral Zotta, Nazareno; Varela, Diego; Maranta, Aristóbulo; Fracassi, Natalia ; Lartigau, Bernardo; Gómez Villafañe, Isabel (2019). *Axis axis*. En: SAYDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305->

[0270.2003.00994.x](#)

- Thompson, M. P., & Calkin, D. E. (2011). Uncertainty and risk in wildland fire management: a review. *Journal of environmental management*, 92(8), 1895-1909.
- Thornton, L. (2020). *Uso de hábitat de Rhea americana antes y después de un incendio natural en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Tizon, F. R., Pelaez, D. V., & Elia, O. R. (2010). The influence of controlled fires on a plant community in the south of the Caldenal, and its relationship with a regional state and transition model. *Influencia del fuego controlado sobre una comunidad vegetal del sur del Caldenal, y su relación*. *Fyton*, 79, 141-146.
- Torsten Hothorn, F. B., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346-363.
- Tveite, H. 2015. NNJoin Plugin: Nearest neighbour join. Join vector layers based on nearest neighbor relationships. <https://plugins.qgis.org/plugins/NNJoin/version/1.2.2/>
- Van Auken, O. W. (2000). Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecological Systems*, 31: 197-215.
- Van Wilgen, B. W., Govender, N., Biggs, H. C., Ntsala, D., & Funda, X. N. (2004). Response of savanna fire regimes to changing fire-management policies in a large African National Park. *Conservation Biology*, 18(6), 1533-1540. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00362.x>
- Van Wilgen, Brian W. (2013). Fire management in species-rich Cape fynbos shrublands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(SUPPL. 1). <https://doi.org/10.1890/120137>
- Venturiello S. M., M. Cohen, L. X. Barrios Caro, G. G. Nuñez, G. A. Blanco, E. Pozio & S. N. Costantino. (2007). Preliminary results on *Trichinella spiralis* infection in wild boars (*Sus scrofa*) from a protected area of Argentina. 12th International 41 Conference On Trichinellosis. Plitvice Lakes National Park, Croatia. 25th -30th September. Book of abstracts:81.
- Vogl, R.J. (1979). Some basic principles of grassland fire management. *Environmental Management*. 3(1): 51-57.
- Walker, B. H., & Noy-Meir, I. (1982). Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. En B. J. Huntley & B. H. Walker (Eds.), *Ecology of tropical savannas* (1a ed., pp. 556-590). Springer Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-642-68786-0>
- Walker, J., & Peet, R. K. (1983). Composition and species diversity of pine-wiregrass savannas of the Green Swamp, North Carolina. *Vegetatio*, 55(3), 163-179. <https://doi.org/10.1007/BF00045019>
- Weir, J. R., & Dereksasta, J. (2017). Vegetation responses to season of fire in tallgrass prairie: A 13-year case study. *Fire Ecology*, 13(2), 137-142. <https://doi.org/10.4996/fireecology.130290241>
- Westerling, A. L., Hidalgo, H. G., Cayan, D. R., & Swetnam, T. W. (2006). Warming and earlier spring increase western US forest wildfire activity. *Science*, 313(5789), 940-943.
- White, P. S., & Bratton, S. P. (1980). After preservation: Philosophical and practical problems of change. *Biological Conservation*, 18(4), 241-255.

- White, P. S., & Pickett, S. T. A. (1985). Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. En S. T. A. Pickett & P. S. White (Eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (pp. 3–13). Academic Press, INC. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-554520-4.50006-x>
- White, Peter S. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, 45(3), 229–299. <https://doi.org/10.1007/BF02860857>
- White, R. P., Murray, S., & Rohweder, M. (2000). *Pilot analysis of global ecosystems: Grassland ecosystems*. World Resources Institute, Washington, DC. <https://doi.org/10.4324/9781315845227-11>
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385-397.
- Winter, M., Johnson, D. H., Shaffer, J. A., Donovan, T. M., & Svedarsky, W. D. (2006). Patch size and landscape effects on density and nesting success of grassland birds. *The Journal of Wildlife Management*, 70(1), 158-172.
- Woinarski, J. C. Z., Legge, S., Fitzsimons, J. A., Traill, B. J., Burbidge, A. A., Fisher, A., Firth, R. S. C., Gordon, I. J., Griffiths, A. D., Johnson, C. N., McKenzie, N. L., Palmer, C., Radford, I., Rankmore, B., Ritchie, E. G., Ward, S., & Ziemnicki, M. (2011). The disappearing mammal fauna of northern Australia: Context, cause, and response. *Conservation Letters*, 4(3), 192–201. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2011.00164.x>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M., & others. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 574). Springer.

Anexo

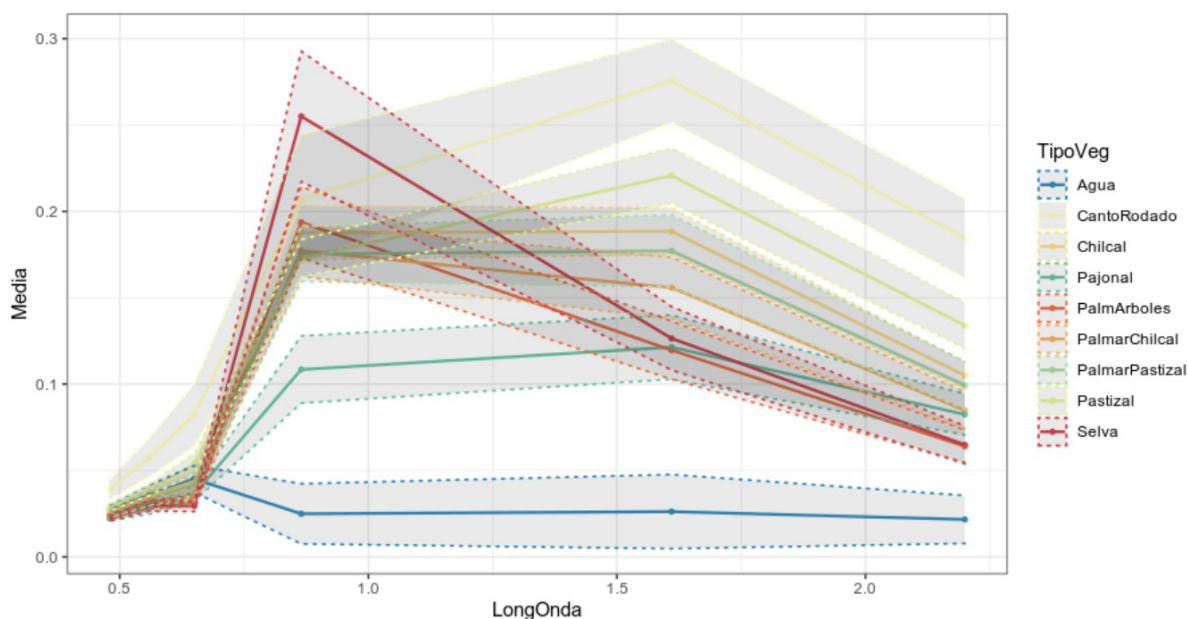


Figura 1-Anexo. Firmas espectrales de las nueve categorías de cobertura de suelo de la imagen Landsat-8 OLI del 20/07/2021 calculadas a partir de los 128 polígonos de verdad de campo. Las líneas sólidas son los valores medios de reflectancia para cada banda y la banda sombreada con las líneas punteadas corresponden al desvío estándar.

Tabla 1- Anexo. Matriz de confusión del conteo de píxeles para la clasificación supervisada de la imagen Landsat-8 del 20/07/2017 elaborada con los 39 polígonos de referencia reservados para la validación. C: Chilcal, PC: Palmar-Chilcal, P: Pastizal, PA: Palmar con árboles, Pj: Pajonal, CR: Canto Rodado, PP: Palmar-Pastizal, S: Selva, A: Agua.

		Verdad de Campo									Suma	Precisión del Usuario
		C	PC	P	PA	Pj	CR	PP	S	A		
Clasificación	C	15	7	0	0	0	0	0	0	0	22	68.18
	PC	7	29	0	7	0	0	4	4	0	51	56.86
	P	5	2	38	0	0	7	3	0	0	55	69.09
	PA	0	0	0	92	0	0	0	21	0	113	81.42
	Pj	0	0	0	0	29	0	0	0	0	29	100
	CR	0	0	0	0	0	37	0	0	0	37	100
	PP	3	6	1	0	0	1	11	0	0	22	50
	S	0	0	0	9	0	0	0	25	0	34	73.53
	A	0	0	0	0	0	0	0	0	67	67	100
	Suma	30	44	39	108	29	45	18	50	67	430	
Precisión del Productor		50	65.91	97.44	85.19	100	82.22	61.11	50	100		

Kappa 0.76406

Precisión Global 0.79767



Figura 2 - Anexo. Ejemplo de criterios tomados para contabilizar heces. A la derecha hay heces de carpinchos, dos heces frescas marcadas con círculos verdes y dos heces antiguas marcadas con círculos rojos. A la derecha hay heces de ñandú, un ejemplo de heces antiguas (arriba) y de heces frescas (abajo). Las heces antiguas no fueron contabilizadas para este estudio.

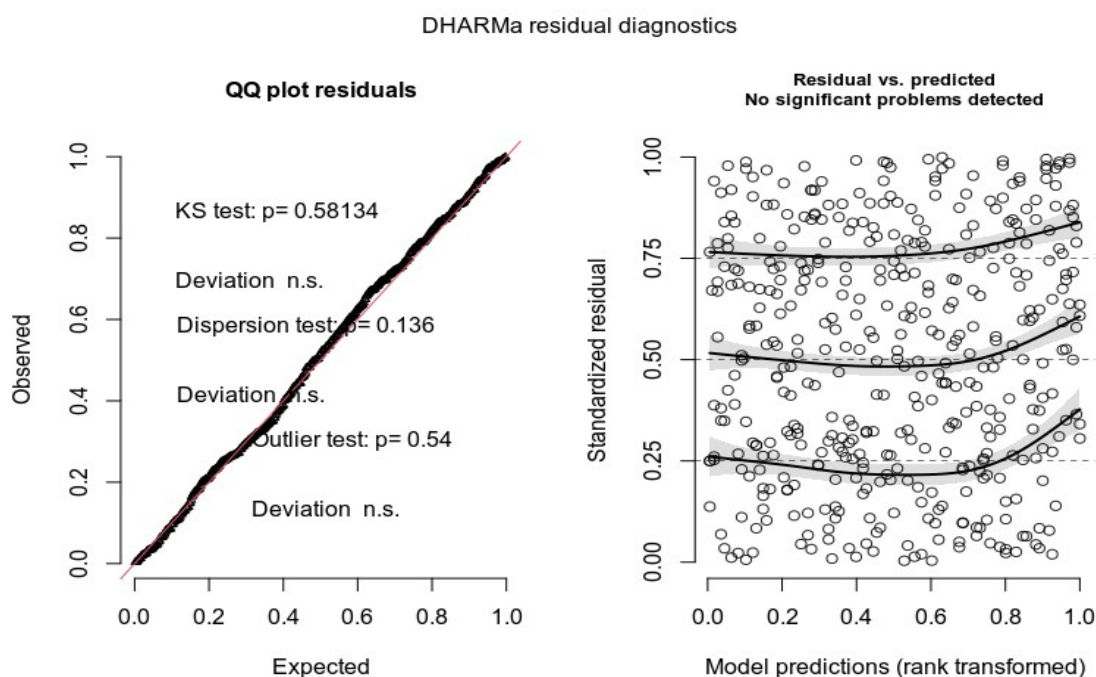


Figura 3 - Anexo. Gráficos diagnósticos de residuos para el modelo 1 de ñandú (*Rhea americana*), elaborado con la base de datos completa.

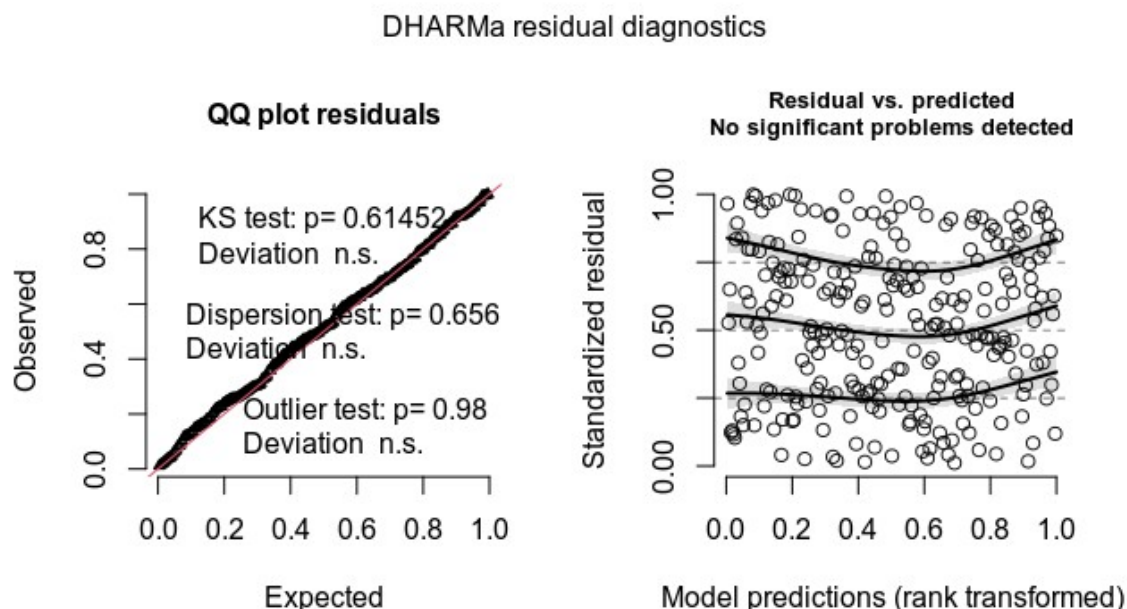


Figura 4 -Anexo. Gráficos diagnósticos de residuos para el modelo 2 de ñandú (*Rhea americana*), elaborado con la base de datos quitando los ambientes que tuvieron detección nula.

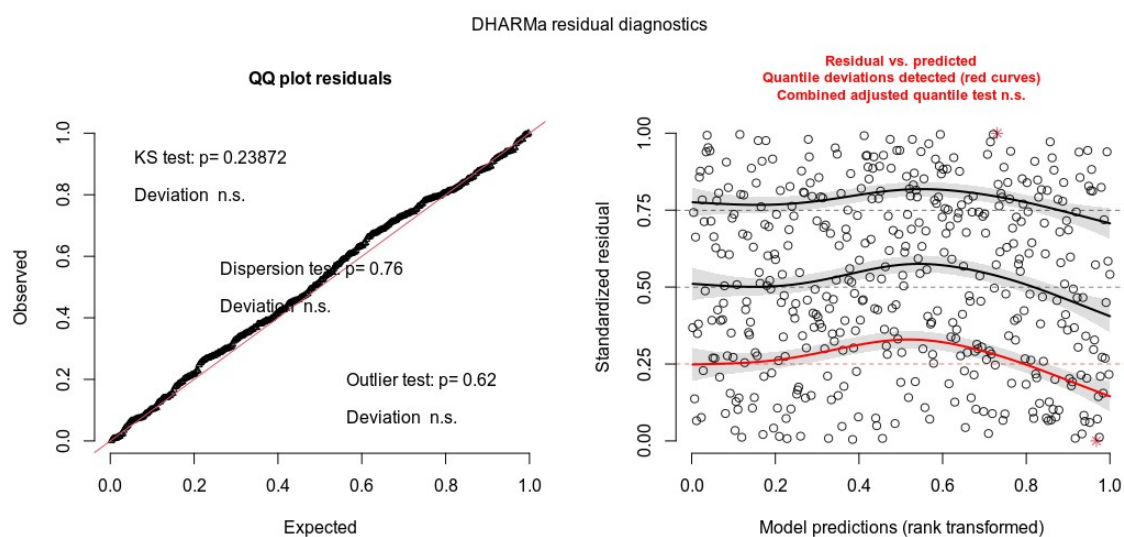


Figura 5- Anexo. Gráficos diagnósticos de residuos para el modelo de carpintero (*Hydrochoerus hydrochaeris*).

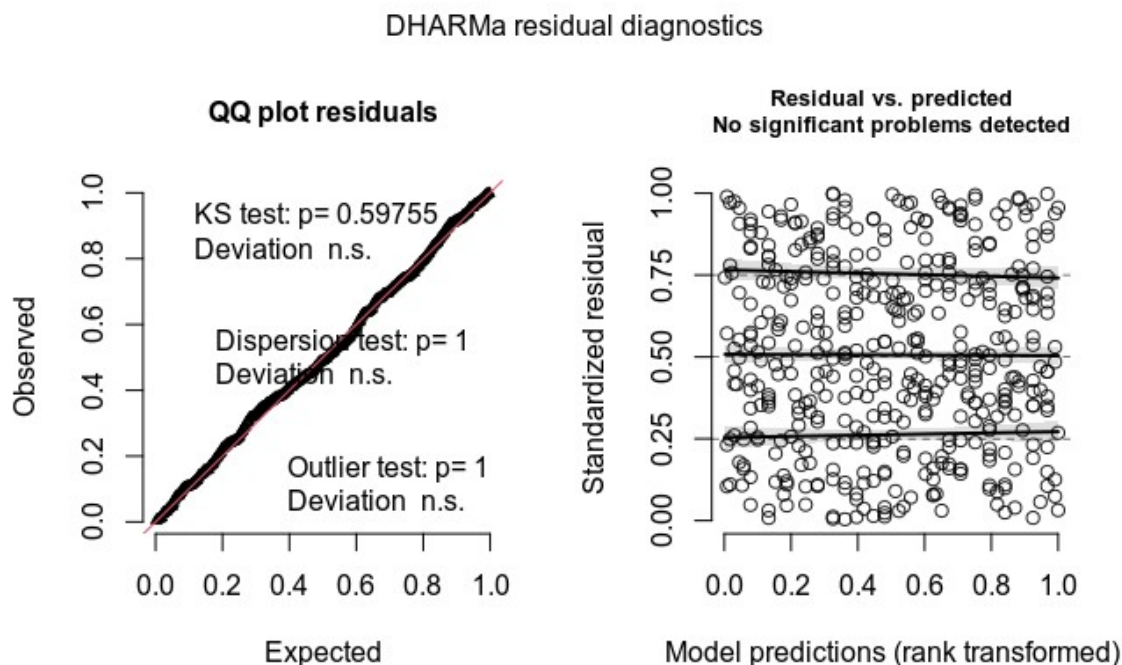


Figura 6-Anexo. Gráficos diagnósticos de residuos para el modelo 1 de zorros (*Cerdocyon thous* o *Lycalopex gymnocercus*).

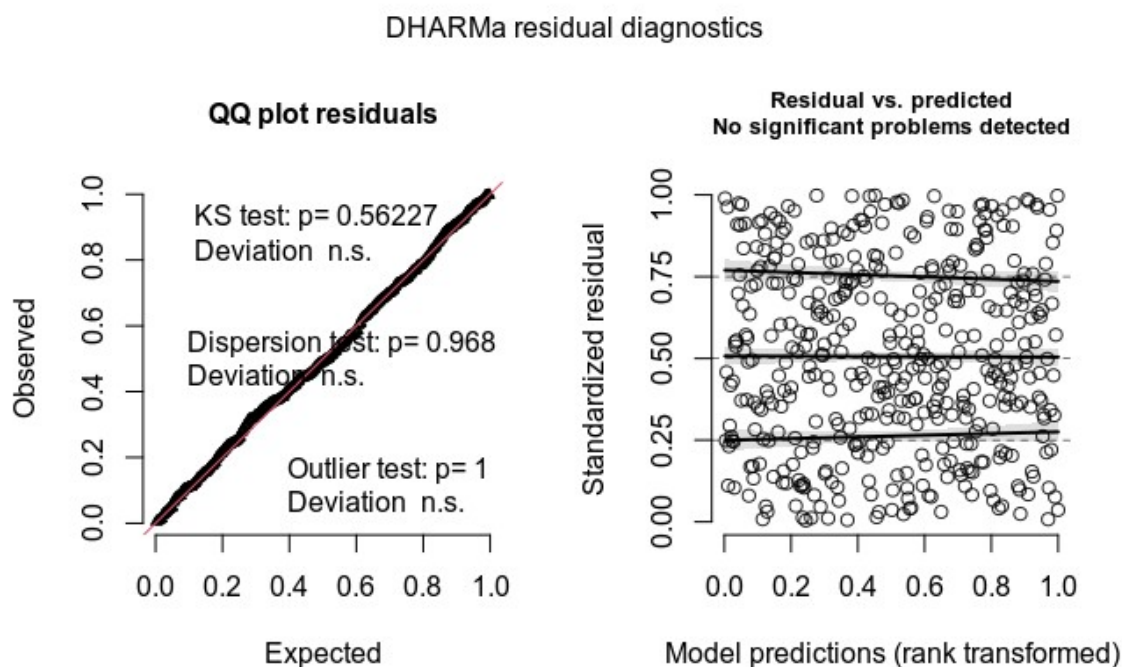


Figura 7 -Anexo. Gráficos diagnósticos de residuos para el modelo 2 de zorros (*Cerdocyon thous* o *Lycalopex gymnocercus*).

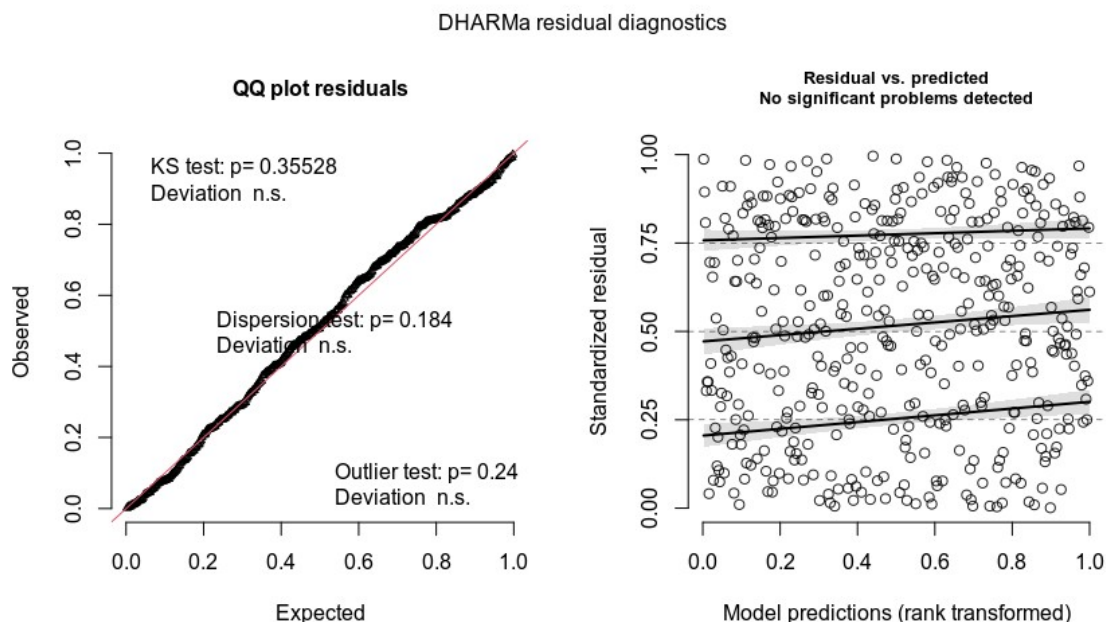


Figura 8-Anexo. Gráficos diagnósticos de residuos para el modelo de ciervo axis (*Axis axis*).

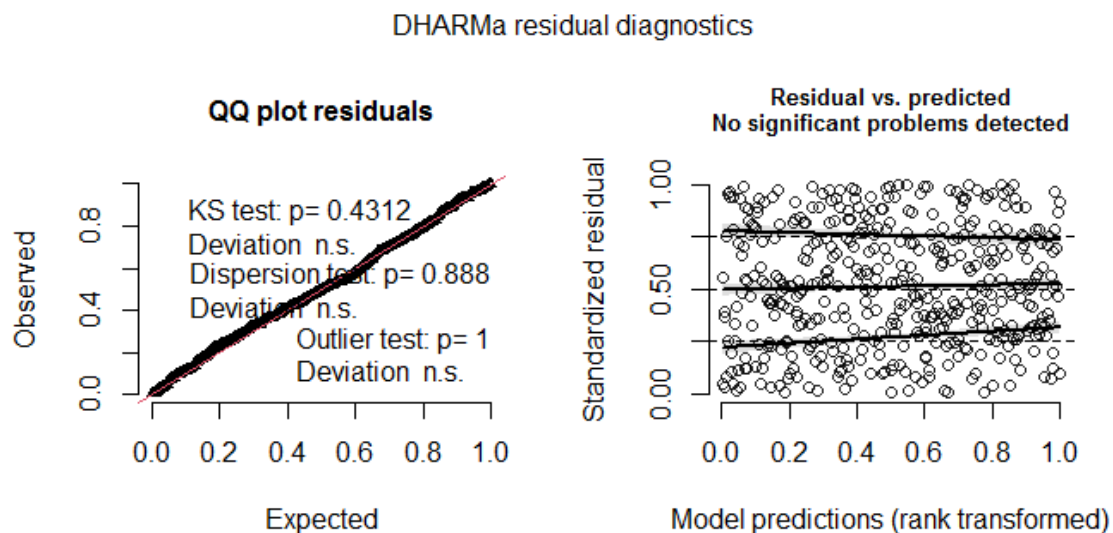


Figura 9-Anexo. Gráficos diagnósticos de residuos para el modelo de jabalí (*Sus scrofa*).